Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät (Sektion II)

der

Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Jakob Modilewsky
aus Kiew.

Verlag von Gustav Fischer in Jena
1908.

Zur
Samenentwicklung einiger Urticifloren.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät (Sektion II)

der

Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Jakob Modilewsky
aus Kiew.

ACAD. LUDOVIC. BIBL.

Verlag von Gustav Fischer in Jena
1908.

Separatabdruck aus: „Flora“ oder Allgemeine botanische Zeitung.
Band 98, Heft 4.
Herausgeber Prof. Dr. K. Goebel in München.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Einleitung.

Die Gruppe der Urticifloren war in bezug auf die Samenentwicklung unvollständig untersucht. Während die Ulmaceen von Professor Nawaschin und die Cannabineen von Zinger ausführlicher beschrieben sind, wurden von den Moraceen nur die Ficus-Arten behandelt, die Urticaceen aber blieben fast außer Beachtung. Außer einer kleinen Notiz von Hofmeister über die „Urticeen", welche 1858 in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik erschien und der Arbeit über Elatostema acuminatum von Treub (1906) sind keine Angaben über die Entwicklungsgeschichte der Urticaceen vorhanden. Auf Anregung von Herrn Prof. Goebel ist diese Arbeit über die Urticifloren in Zusammenhang mit den Fragen über Parthenogenesis und Chalazogamie zur Ausfüllung dieser Lücke von mir ausgeführt; ich möchte Herrn Prof. Goebel, für sein freundliches Entgegenkommen bei der Ausführung dieser Arbeit, an dieser Stelle meinen innigsten Dank aussprechen.

Urtica cannabina.

Die Samenanlage von Urtica cannabina ist atrop, mit zwei Integumenten versehen. Das äußere Integument bleibt in seiner Entwicklung etwas zurück und befindet sich zwischen dem inneren Integumente und der Fruchtknotenwand. Das innere wächst schon in jungen Stadien der Entwicklung der Samenanlage über den Nucellus und bildet eine Kappe, welche ihrerseits mit der Fruchtknotenwand auf eine kleine Strecke verwächst. Die Kappe, welche durch Verwachsung des inneren Integumentes gebildet wird, besteht aus 5—7 unregelmäßigen Schichten. Eine Mikropyle im echten Sinne des Wortes ist nicht vorhanden, aber die Stelle der Verwachsung der beiden Seiten des inneren Integumentes ist in einigen Fällen zu unterscheiden. Die Integumente bestehen aus zwei Zellreihen. Die Archesporzelle befindet sich in der fünften oder sogar der siebenten Reihe des Nucellus (von oben gezählt) und führt durch Tetradenteilung zur Ausbildung des Embryosacks, welcher sich aus der unteren Tochterzelle entwickelt (Fig. 1). Es sind nur drei Tochterzellen vorhanden. Die weitere Entwicklung des Embryosacks weicht von dem allgemeinen Typus nicht ab. Es entstehen durch

die Teilung des primären Embryosackkerns die zwei ersten Kerne, welche sich an den Polen des Embryosacks in zwei und nachdem in vier teilen (Fig. 2). Obwohl acht Kerne vorhanden sind, kommt es

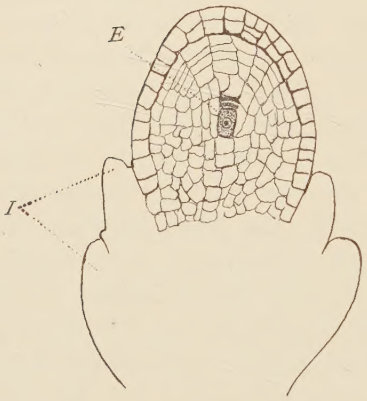

Fig. 1. Urtica cannabina. *E* junger Embryosack, *I* Integumente.

Fig. 2. Urtica cannabina. Die Stadien des Embryosacks mit zwei, vier und acht Kernen.

nicht zur Entwicklung eines typischen Eiapparates. Während die drei Antipoden und die beiden Polkerne gut ausgebildet sind, weicht der Eiapparat in einiger Beziehung von dem normalen Typus ab: die Vakuole der Eizelle ist undeutlich oder fehlt ganz und der Kern der Eizelle liegt in der Mitte. Die Synergiden in dem reifen Embryosack fehlen ganz und verschwinden wahrscheinlich frühzeitig, ohne zur Differenzierung zu gelangen (Fig. 3). Die Erscheinung der Vermehrung der Zahl der Antipoden hat vielleicht als Grund eine unregelmäßige Verteilung der ersten acht Kerne. Sehr oft schwankt die Zahl zwischen vier und fünf, mehr als fünf habe ich niemals gesehen. Es kann aber sein, daß die beiden Kerne, aus welchen sich die Synergiden ent-

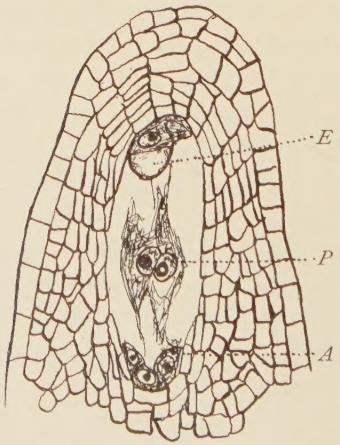

Fig. 3. Urtica cannabina. Reifer Embryosack. *E* Eizelle, *P* Polkerne, *A* Antipoden.

wickeln sollten, einfach frühzeitig zugrunde gehen und der Inhalt des reifen Embryosacks besteht in diesem Falle aus der Eizelle, den beiden Polkernen und drei Antipoden. Der junge Embryosack ist vor der Embryobildung nicht groß, etwas später, nachdem die Eizelle zum Embryo sich entwickelt hat, verlängert er sich nach unten. Aus der Eizelle entsteht in gewöhnlicher Weise durch Teilung ein zweizelliger Embryo (Fig. 4). Die obere von den beiden Zellen ist groß und plasmaarm. Zu derselben Zeit verschwinden die Antipoden und der Embryosack erfüllt sich mit zerstreuten Endospermkernen. Gleichzeitig verlängert sich der Embryosack stark nach unten und bildet etwas später im unteren Teile

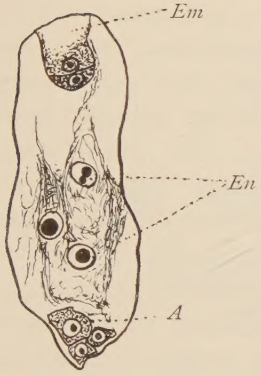

Fig. 4. Urtica cannabina. *Em* zweizelliger Embryo, *En* Endospermkerne, *A* Antipoden.

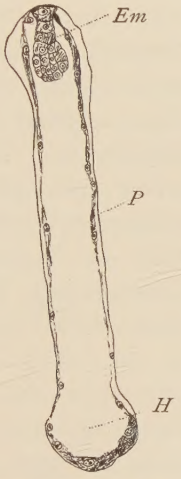

Fig. 5. Urtica cannabina. *Em* Embryo, *P* Plasmastränge, *H* Haustorium.

Fig. 6. Urtica cannabina. *E* Eizelle, *En* Endospermkerne, *A* Antipoden.

des Nucellus eine halbkugelige Ausstülpung (Fig. 5). In den unteren Teil des Embryosacks wandern einige Endospermkerne und verdrängen die Antipoden (Fig. 6). Sie werden dort von dichtem Plasma umhüllt. In Embryosäcken mit jüngeren Embryonen sind diese Endospermkerne noch den gewöhnlichen ähnlich. Mit Vergrößerung des Embryos (Fig. 7) und mit dem weiteren Eindringen des Embryosacks in den basalen Teil des Nucellus werden die Kerne viel größer, ihre Membran wird weniger deutlich und die Chromatinsubstanz wird viel auffallender (Fig. 8). Der Nucleolus verliert seine rundliche Gestalt und nimmt eine unregelmäßige Form an. Sehr oft entstehen mehrere Nucleolen. Wenn aber der Embryosack sich weit nach unten verlängert hat und der Embryo

ziemlich alt ist, wird der Chromatingehalt der Kerne vermindert und die Nucleolen scheinen in einem blassen Kern zu liegen. Die Zahl dieser Kerne schwankt in verschiedenen Embryosäcken, aber es gilt als Regel, daß mit der Vergrößerung und weiteren Entwicklung des Embryos diese Zahl steigt. Diese Vermehrung hängt nicht von der Teilung der Haustorialkerne, sondern von dem Wandern neuer gewöhnlicher Endospermkerne des Embryosacks nach unten ab. Daß wir hier mit einer Art von Haustorium und Haustorialkernen zu tun haben, unterliegt keinem Zweifel. Schon auf jüngeren Stufen der Entwicklung sind in dem unteren Teile des Nucellus zwei Zonen differenziert, welche aus zweierlei Gewebe, jedes aus einigen Schichten besteht (Fig. 9). Das obere Gewebe, welches unter dem Embryosack sich befindet, besitzt Zellen mit etwas verdickten Membranen. Die Membranen dieser Zellen färben sich sehr intensiv, bei doppelten Färbungen in anderer Weise als die anderen Teile der Samenanlage. Die mikrochemische Untersuchung hat gezeigt, daß wir es bei diesen Zellen mit einer ligninhaltigen Substanz zu tun haben, die Membranen bleiben nach Behandeln mit Schwefelsäure erhalten und färben sich braun. An diesen Teil des Nucellus stößt der nach unten erweiterte Embryosack und verdrängt allmählich die Zellen. In weit fortgeschrittenen Embryosäcken mit großen Embryonen ist oft dieses Gewebe in seinen oberen Zellreihen fast verschwunden und nur an den beiden Seiten des ausgestülpten Embryosacks sichtbar. Unter dieser ligninhaltigen Schicht ist eine Schicht von kleineren, sehr plasmareichen Zellen. Diese plasmareiche Schicht bleibt während der ganzen Samenentwicklung unverändert. Dieselbe Gewebeart umgibt das Hauptbündelgefäßsystem des ganzen Fruchtknotens. Das obere ligninhaltige Gewebe ist der Hypostase sehr ähnlich, welche Van Tieghem bei vielen Pflanzen beobachtete. Es stimmt mit der letzteren in vielen Beziehungen überein. Was aber die mechanische und besonders die chemische Bedeutung des ligninhaltigen Gewebes anbelangt, so sind, scheint mir, die Ansichten von Van Tieghem nicht besonders begründet.

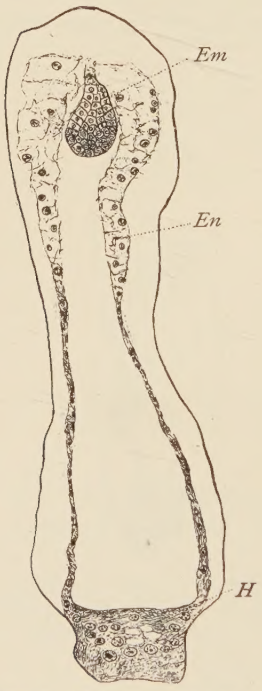

Fig. 7. Urtica cannabina. *Em* Embryo, *En* Endosperm, *H* Haustorium mit Haustorialkernen.

Zum Beispiel sagt er: „l'hypostase, par ce qu'elle est fortement lignifiée, resiste à toutes les diastases, qui fonctionnent activement, comme on sait, au cours du developpement de l'oeuf en embryon... elle est et demeure indigestible". Da aber unter dieser Schicht plasmareiche Zellen in Mehrzahl vorhanden sind, welche eine gewisse Beziehung zu der Ernährung haben, so ist den ligninhaltigen Zellen wahrscheinlich irgend eine andere Rolle zuzuschreiben. Die normalen Endospermkerne stellen sich gewöhnlich schon frühzeitig in zwei parallele Reihen längs des Embryosacks und sind mit einander durch Plasmastränge verbunden und dienen als Leiter der Nahrung von dem unteren haustorialen Teile des Embryosacks nach oben bis zu dem oberen Teile des Embryos. Diese Erscheinung ist allgemein. Zu den Anomalien der Entwicklung müssen zwei Erscheinungen gerechnet werden. Einmal ist die Vermehrung der Antipodenzahl nicht selten, obwohl der Embryosack normal drei Antipoden enthält. In diesem Falle

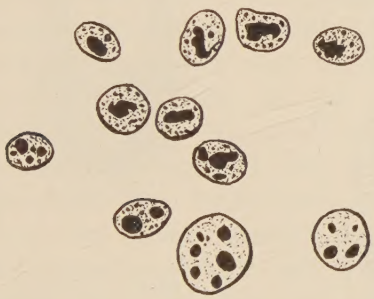

Fig. 8. Urtica cannabina. Haustorialkerne.

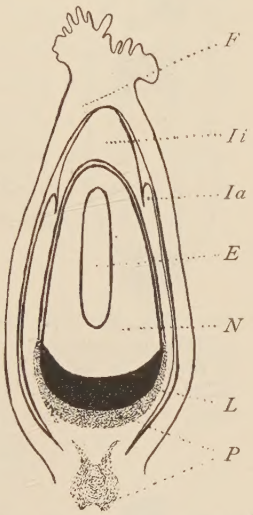

Fig. 9. Urtica cannabina Schematische Abbildung. *F* Fruchtknoten, *Ii* inneres Integument, *Ia* äußeres Integument, *E* Embryosack, *N* Nucellus, *L* ligninhaltiges Gewebe, *P* plasmareiches Gewebe.

waren fünf Antipoden zu sehen, die Eizelle und ein Endospermkern, ob es ein sekundärer Embryosackkern war, ist schwer zu sagen (Fig. 10). Alle fünf Antipoden waren gut ausgebildet und durch Plasmastränge mit dem Endospermkern und der Eizelle verbunden. In einem anderen Falle, wo fünf Antipoden und ein großer Endospermkern vorhanden waren, war ein mehrzelliger Embryo, welcher auf dem Längsschnitte acht Zellen zeigte (Fig. 11). In diesem Falle war derselbe auch mit den Antipoden durch Plasmastränge verbunden. Ein anderes Mal wurde der sekundäre Endospermkern mit drei Nucleolen gesehen, während das Bild der Eizelle ein normales war. Antipoden konnte ich in diesem

Falle nicht beobachten (Fig. 12). Es kam auch vor, daß drei Antipoden, die Eizelle und zwei Endospermkerne dicht aneinander gedrängt waren. Der eine von diesen letzteren besaß zwei Nucleolen (Fig. 13). Die letzten beiden Fälle scheinen Beweise einer doppelten Befruchtung bei Urtica cannabina zu sein. Ob dies in Wirklichkeit so ist, oder ob bei Urtica cannabina eine Unregelmäßigkeit in der Verteilung der acht

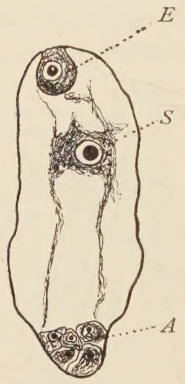

Fig. 10.
Urtica cannabina.
E Eizelle, *S* sekundärer Embryosackkern, *A* 5 Antipoden.

Fig. 11.
Urtica cannabina.
Em Embryo, *S* sekundärer Embryosackkern, *A* 5 Antipoden.

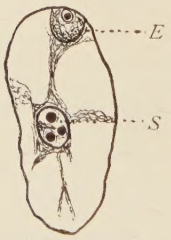

Fig. 12.
Urtica cannabina.
E Eizelle, *S* sekundärer Embryosackkern mit 3 Nucleolen.

Fig. 13.
Urtica cannabina.
E Eizelle, *K* 2 Kerne mit 3 Nucleolen, *A* 3 Antipoden.

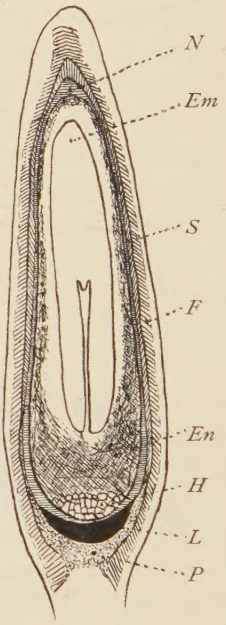

Fig. 14.
Urtica cannabina.
Reifer Samen. *N* Nucellus, *Em* Embryo, *S* Haut, *F* Fruchtknoten mit der Steinschicht, *En* Endosperm, *H* Haustorialzellen, *L* ligninhaltiges Gewebe, *P* plasmareicheres Gewebe.

Kerne vorhanden ist, kann man schwer entscheiden. Einen Pollenschlauch in irgendwelchem Teile des Nucellus zu beobachten gelang mir nicht, obwohl die verschiedensten Fixierungs- und Färbungsmethoden angewandt wurden. Wenn in einem Pollenschlauch ähnliche Gebilde zu sehen waren, so befanden sie sich immer im Fruchtknoten und der Kappe des Integuments, aber bei der Untersuchung mit Ölimmersion

verloren die Bilder das für einen Pollenschlauch typische Aussehen. Das Isolieren der Exemplare durch Abschneiden der männlichen Blüten hat aber bewiesen, daß ohne Bestäubung keine Samenentwicklung möglich ist. Beim Heranreifen der Samen wird der Embryo von Endospermgewebe umhüllt, welches in seinem basalen Teile aus viel größeren Zellen besteht. Die Kerne dieser Zellen zeigen in ihrer ansehnlichen Größe und in ihrem inneren Bau die typische Gestalt der Haustorialkerne. Wir sehen also, daß diese Kerne nach Erfüllung ihrer Funktion nicht zugrunde gehen, sondern ihre charakteristische Gestalt beibehaltend an der Ausbildung des Endospermgewebes teilnehmen. In fast reifem Samen bleiben beide basale Nucellargewebe unverändert, während der Nucellus von beiden Seiten bis auf eine Zellreihe reduziert wird. Im oberen Teile bleibt der Nucellus deutlicher sichtbar und nimmt eine mehr zugespitzte Form an. Die Integumente, welche in der Mikropylargegend als Kappe bleiben, werden an den Seiten fast gänzlich verdrängt und bestehen aus einer fast strukturlosen Haut (Fig. 14).

Urtica dioica.

Die Entwicklung von Urtica dioica unterscheidet sich von der von Urtica cannabina sehr wenig. Die junge Samenanlage, bei welcher die Integumente kaum angedeutet sind, besitzt eine Embryosackmutterzelle, die sich in drei Tochterzellen teilt. Die untere entwickelt sich zum Embryosack (Fig. 15). Die Entwicklung des Embryosacks ist dieselbe, wie bei Urtica cannabina, nur die Integumente entwickeln sich verhältnismäßig spät. Zwischen dem verwachsenen inneren Integumente und dem Nucellusscheitel bildet sich oft ein kleiner Raum. Man kann daraus schließen, daß der Nucellus niemals mit dem Integumente verwächst (Fig. 16). Die Antipoden sind nicht so gut entwickelt wie bei Urtica cannabina und beginnen noch vor der ersten Teilung der Eizelle zu schwinden. Es waren immer nur drei Antipoden zu sehen. Eine Vermehrung der letzteren findet nicht statt, wie es bei Urtica cannabina der Fall war. Die

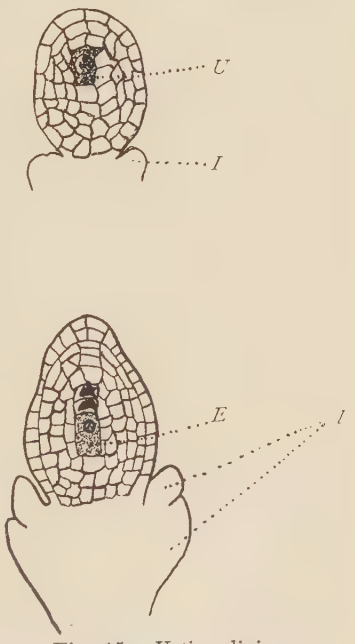

Fig. 15. Urtica dioica.
E Embryosack, *I* Integumente.

Eizelle ist derjenigen von Urtica cannabina ähnlich, doch scheint sie noch etwas plasmaärmer zu sein und ist überhaupt schwach entwickelt. Synergiden fehlen (Fig. 16). Die erste Teilung der Eizelle findet statt zu der Zeit, wo sich der sekundäre Embryosackkern geteilt hat und die ersten Kerne des Endosperms zerstreut im Embryosack liegen (Fig. 17). Die Embryonen von Urtica dioica unterscheiden sich von dem Typus nicht und wurden weiter nicht untersucht (Fig. 18.) Mit der Entwicklung des Embryos werden die Integumente durch den sich vergrößernden Embryosack seitlich verdrängt, während die Kappe, welche über dem Nucellusscheitel sich gebildet hat, erhalten bleibt und große Zellen mit dicken, festen Membranen, welche sich intensiv färben, zeigt. Im basalen Teile des Nucellus differenzieren sich schon zu der Zeit der Embryosackreife die beiden Gewebe, das ligninhaltige und das plasmareiche, welche schon bei Urtica cannabina beschrieben wurden. Es spielen beide wahrscheinlich dieselbe Rolle bei der Ernährung, wie bei Urtica cannabina, wo dieses deutlicher zu sehen war wegen der Anwesenheit eines Haustoriums. Bei Urtica dioica tritt aber nur eine gewöhnliche Verlängerung des Embryosacks nach unten ein. Zum Eindringen in das ligninhaltige Gewebe kommt es niemals. Einige Male konnte man bei den älteren Embryosäcken eine schwache Anhäufung von Plasma im antipodalen Teile sehen, in welchem Endospermkerne, die etwas von den normalen abwichen, lagen. Daß diese Erscheinung als Regel auftritt, wurde nicht

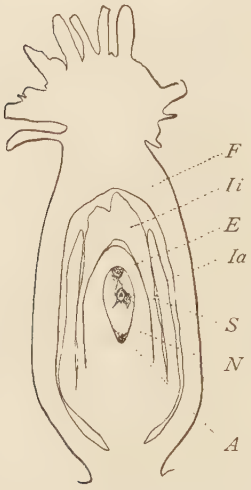

Fig. 16. Urtica dioica. *F* Fruchtknoten, *Ii* inneres Integument, *E* Eizelle, *Ia* äußeres Integument, *S* sekundärer Embryosackkern, *N* Nucellus, *A* Antipoden.

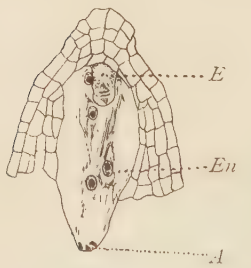

Fig. 17. Urtica dioica. *E* Eizelle in Teilung, *En* Endosperm, *A* Antipoden.

Fig. 18. Urtica dioica. *E* Embryo, *S* sekundärer Embryosackkern, *A* Antipoden.

beobachtet und stellt vielmehr eine einfache Variation in der Ausbildung des Embryosacks dar. Von den Anomalieen möchte ich die Bildung eines mehrzelligen Embryos in einem Embryosacke erwähnen, in welchem der sekundäre Endospermkern ungeteilt geblieben war und die Antipoden schon zerstört waren (Fig. 18). Dieser Fall erinnert an einen ähnlichen bei Urtica cannabina. Bei der letzteren aber blieben die Antipoden nicht nur ganz erhalten, sondern ihre Zahl war bis auf fünf gestiegen. Den Pollenschlauch zu beobachten ist mir auch in diesem Falle nicht gelungen. Die Entscheidung der Frage über die Befruchtung auf indirektem Wege durch Feststellen der Chromosomenzahl war unmöglich wegen der Kleinheit der Zellen und Kerne, obwohl Teilungsfiguren beobachtet wurden. Deshalb habe ich in einem Glaskasten einige weibliche Exemplare isoliert, welche keine Früchte lieferten. Eine Befruchtung ist also nötig und in Wirklichkeit habe ich einmal eine Eizelle in Berührung mit zwei Gebilden beobachtet, welche wie zwei Spermakerne aussahen. Leider war in anderen Beziehungen das Präparat nicht deutlich genug, um diese Beobachtung als einwandsfrei zu erklären. Beim Heranreifen des Samens wird der reife Embryo von dem Endospermgewebe umhüllt. Der Nucellus verschwindet vollständig und nur im basalen Teile über dem ligninhaltigen Gewebe ist er noch grade unterscheidbar. Die Integumente, welche in der mikropylaren Gegend eine als Rest aussehende dickere Lamelle darstellen, werden von den Seiten und von unten verdrängt und bilden eine strukturlose Haut, welche auf schematischer Abbildung (Fig. 19) viel deutlicher dargestellt ist, als es in Wirklichkeit der Fall ist. Die ligninhaltige und die plasmareiche Schicht bleibt beibehalten. An die strukturlose Haut grenzt die innere Steinschicht des Fruchtknotens, welche im oberen Teile nach außen stärker entwickelt ist und in der Mittelaxe eine Vertiefung bildet.

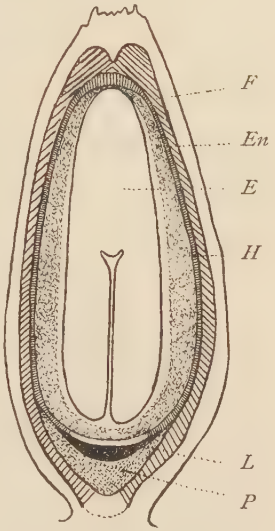

Fig. 19. Urtica dioica. *F* Fruchtknoten mit Steinschicht, *En* Endosperm, *E* Embryo, *H* Haut, *L* ligninhaltiges Gewebe, *P* plasmareiches Gewebe.

Urtica pilulifera.

Diese Pflanze unterscheidet sich von den anderen Urticaceen in dem Aussehen ihrer Inflorescenzen. Uns interessiert an dieser Stelle

nur die Erscheinung, daß die Perigonblätter den Fruchtknoten fest umhüllen und in dieser Weise denselben unsichtbar machen. Nur bei jungen Stadien ist die Narbe sichtbar, wo sie aus den fest zusammen schließenden Perigonblättern hervorsieht. Bei etwas älteren Blüten fällt die Narbe ab und dann ist der Fruchtknoten fest geschlossen. Zu dieser Zeit ist der Embryosack gewöhnlich schon ausgebildet. Die sich berührenden Perigonblätter bilden auf beiden Seiten eine Kante. Im oberen Teile um die Spitze des Fruchtknotens herum biegen sich die Perigonblätter von der Mittelaxe nach außen und es entsteht auf diese Weise ein narbenähnliches Gebilde. Wenn die Narbe schon längst abgefallen ist, kann man nicht selten auf diesem Grübchen Pollen finden, doch bleibt dieser zweifellos ohne jede weitere Einwirkung. Der Fruchtknoten liegt in dem von den Perigonblättern gebildeten Raum während seiner ganzen Entwicklung frei ohne jemals mit denselben zu verwachsen (Fig. 20). Die Samenanlage besitzt zwei Integumente, von denen das innere nach seinem Verwachsen von dem Nucellusscheitel getrennt bleibt und es wurde sogar einige Mal der kleine Raum, welcher früher für Urtica dioica beschrieben wurde, beobachtet. Die Differenzierung der Gewebe in dem Nucellus vollzieht sich ziemlich spät. Die weitere Entwicklung des Embryosacks und der Samenanlage ist der von Urtica cannabina ähnlich. Die Epidermschicht des

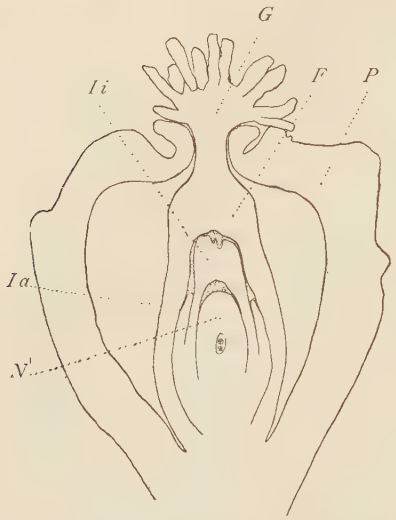

Fig. 20. Urtica pilulifera. *G* Griffel, *F* Fruchtknoten, *P* Perigonblätter, *Ii* inneres Integument, *Ia* äußeres Integument, *N* Nucellus.

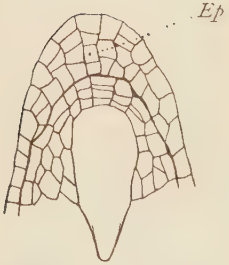

Fig. 21. Urtica pilulifera. Nucellus. *Ep* meterschichtige Epidermis.

Fig. 22. Urtica pilulifera. *E* Eizelle, *Sn* Synergide, *S* sekundärer Embryosackkern, *A* Antipoden.

Nucellus teilt sich ziemlich regelmäßig und ist deutlich von dem folgenden Teil des Nucellus abgegrenzt (Fig. 21). Es ist mir nicht gelungen festzustellen, ob die Tetradenteilung stattfindet oder nicht. In einem Falle habe ich bei dem jungen Embryosack nur eine oberhalb desselben gelegene verdrängte Zelle gesehen und deshalb kann man vermuten, daß nur die erste Teilung vor sich geht. Der junge Embrosack ist sehr klein und durchläuft die gewöhnlichen Stadien. Das Stadium der zwei Kerne ist sehr oft zu sehen. Es scheint, daß bei diesem Stadium eine Ruhepause stattfindet. In einem reifen, aber noch jungen Embryosack kann man noch die Synergiden sehen (Fig. 22). Zu erwähnen ist, daß die Zellen des Embryosacks und selbt die Endospermkerne sehr klein sind. Die Synergiden und die Antipoden

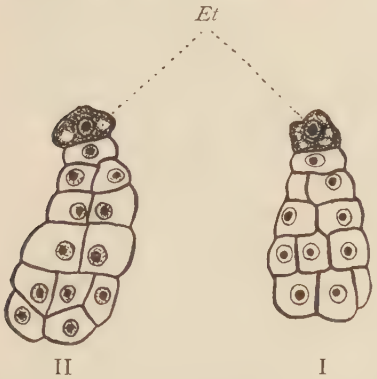

Fig. 23. Urtica pilulifera. Embryo mit (*Et*) vergrößerten Embryoträgerzellen.

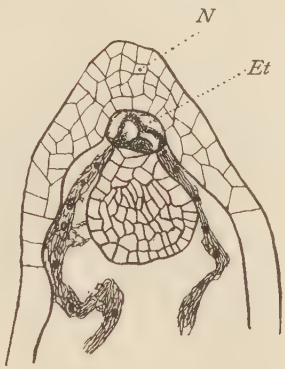

Fig. 24. Urtica pilulifera. *N* Nucellus, *Et* Embryoträgerzelle.

gehen frühzeitig zugrunde. Die Eizelle teilt sich und bildet einen Embryo, welcher in jungem Zustande ganz einfach ist (Fig. 23). Bei der weiteren Entwicklung vergrößert sich die obere Zelle des Embryoträgers stark, wird dabei etwas protoplasmaärmer und es bilden sich in ihr Vakuolen aus. Die Zelle erweitert sich und dringt in den Nucellus ein. Nur die erste Zellschicht desselben wird resorbiert oder vielleicht nur durch den mechanischen Druck beim Wachstum verdrängt. Alle anderen Zellen des Nucellus bleiben unverändert (Fig. 24). Die Endospermkerne sind in zwei Reihen den Wänden des Embryosacks angelagert und bilden außerdem eine dickere Schicht am Grunde des Embryosacks. Das Protoplasma zieht sich in zwei Strängen von dem Grund des Embryosacks bis an die stark vergrößerte Zelle des Embryoträgers. Nach Ausbildung des Endospermgewebes, die bei älteren Embryonen stattfindet, sind dessen obere Zellen von denen des Embryos

schwer zu unterscheiden, so dicht sind sie aneinander gelegt (Fig. 25). Bei noch nicht alten Embryonen liegen mehrere Endospermkerne von dichtem Plasma umgeben am Grunde des Embryosacks (Fig. 26). Man kann also annehmen, daß die stark vergrößerte Zelle die nötigen Nährstoffe für den Embryo durch die beiden von unten nach oben laufenden Endospermstränge absorbiert. Die an der Basis befindlichen Endospermkerne unterscheiden sich von den anderen, welche in beiden Strängen liegen. Es findet eine Chromatinanhäufung statt und außerdem wiederholt sich diese Erscheinung regelmäßig bei allen Embryosäcken mit etwas älteren Embryonen. Der Embryo selbst weicht in keiner Beziehung von dem normalen ab. Die Integumente werden bei der weiteren Entwicklung verdrängt, nur das innere bleibt in seinem oberen Teile lange unterscheidbar durch seine Zellen mit verdickten und dunkel sich färbenden Wänden. Bei mehreren gut isolierten Exemplaren wurden während längerer Zeit die männlichen Blüten abgeschnitten, um die Frage der Befruchtung zu untersuchen, da die Pollenschläuche auf den Präparaten schwer festzustellen waren. Die Samenentwicklung ist nicht eingetreten, also ist eine Befruchtung nötig. Die Samenbildung verläuft in ähnlicher Weise wie bei den anderen oben beschriebenen Urticaceen.

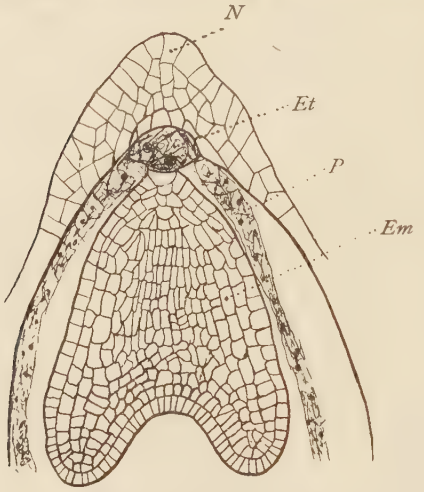

Fig. 25. Urtica pilulifera.
N Nucellus, *Et* Embryoträgerzelle, *P* Endosperm, *Em* Embryo.

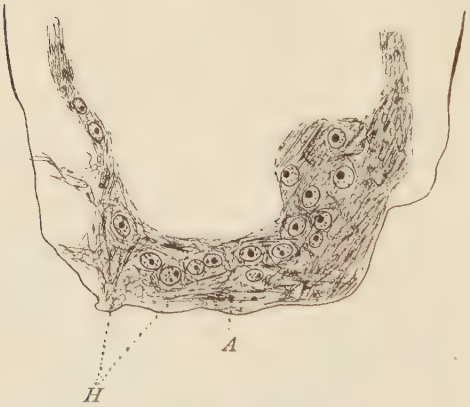

Fig. 26. Urtica pilulifera.
A Antipodaler Teil des Embryosacks, *H* Haustorialkerne.

Die Embryobildung geschieht bei allen Urticifloren in gewöhnlicher Weise. Die einzige Ausnahme in der ganzen Gruppe bildet

Urtica pilulifera, bei welcher die obere Zelle des Embryoträgers der etwas älteren Embryonen an Volumen mehr und mehr zunimmt. Diese Erscheinung ist bei den Pflanzen nicht selten. Goebel sagt: „die Funktion des Embryoträgers ist eine doppelte, einmal findet vorzugsweise hier die Aufnahme von Nährmaterialen statt, und wir sehen in Zusammenhang damit oft eine bedeutende Oberflächenvergrößerung eintreten, bei manchen Pflanzen Haustorienauswüchse auftreten.“ Daß wir hier die nämliche Erscheinung vor uns haben, das beweist die Anwesenheit von zwei mächtigen Plasmasträngen mit eingebetteten Endospermkernen. Eine ähnliche Erscheinung ist z. B. bei Alisma Plantago und Sagittaria variabilis vorhanden. Doch liegt ein Unterschied darin, daß bei diesen Pflanzen nach der ersten Teilung die obere Zelle für immer ungeteilt bleibt und direkt zu wachsen anfängt. Deshalb tritt die physiologische Bedeutung nicht so deutlich hervor, wie es bei Urtica pilulifera der Fall ist, bei welcher der Embryoträger aus zwei Zellen besteht und nur die obere viel später nach Ausbildung des Endosperms sich zu vergrößern und zu funktionieren beginnt.

Fig. 27.
Urtica urens.
E Eizelle, *Sn* Synergiden, *S* sekundärer Embryosackkern.

Urtica urens.

Diese Pflanze weicht so wenig von den anderen Arten ab, daß ich sie nur im allgemeinen schildern möchte. Im reifen Embrosacke entwickelt sich die Eizelle, neben welcher die Synergiden (Fig. 27) liegen, zum Embryo, welcher normal ausgebildet ist. Beide Integumente sind wie gewöhnlich ausgebildet. Das innere aber verwächst schwach und bildet sogar eine Mikropyle (Fig. 28) wenigstens ist die letztere oft zu sehen bei den Samenanlagen, welche noch junge Embryonen erzeugen. Die einzige interessante Erscheinung ist eine Tendenz zur Ausbildung eines Haustoriums (Fig. 29). In unterem Teile des Embryosacks in der Mitte entsteht eine schwache Ausstülpung nach unten, welche aber nicht weiter fortschreitet. Im unteren Teile ist eine Anhäufung von Protoplasma sichtbar. Der Kern, der oberhalb der schwachen Ausstülpung liegt, ist etwas größer als die Nachbarkerne und besitzt nicht einen, sondern mehrere Nucleolen. Deshalb kann man diese Erscheinung, als eine Vorbereitung zur Haustoriumbildung ansehen, welche so deutlich bei Urtica cannabina hervortritt.

Pilea grandis und **Pilea nummulariaefolia.** Pilea grandis ist in ganz normaler Weise ausgebildet. Die ziemlich kleinen Fruchtknoten enthalten eine atrope Samenanlage mit zwei Integumenten, von welchen das innere vollständig verwächst, das äußere in seiner Entwicklung etwas zurückbleibt (Fig. 30). Der Embryosack entwickelt sich bis zur Ausbildung eines normalen Eiapparates (Fig. 30). Zur Teilung gelangt die Eizelle niemals, was darauf hinweist, daß sie eine Befruchtung nötig hat. Männliche Infloreszenzen entstehen viel später, wenn die

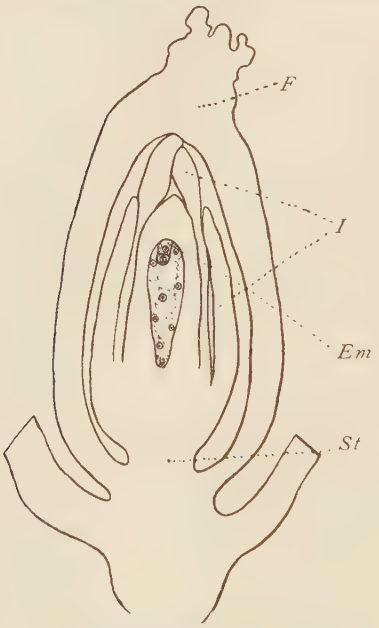

Fig. 28. Urtica urens.
F Fruchtknoten, *I* Integumente, *Em* zweizelliger Embryo, *St* Stiel.

Fig. 29. Urtica urens.
H Haustorium.

weiblichen schon zugrunde gegangen sind. Bei Pilea nummalariaefolia, bei welcher männliche und weibliche Blüten zu gleicher Zeit entstehen, wurden reife Samen und große Embryonen in den Embryosäcken gefunden. Man sieht aus diesen Beobachtungen, daß die beiden Pflanzen auf normale Weise zur Embryobildung gelangen.

Elatostema sessile.

Elatostema sessile war in den Gewächshäusern durch einige Exemplare vertreten, welche alle weiblich sind; männliche waren nicht vorhanden. Die weiblichen Individuen haben nur weibliche Blüten hervorgebracht, welche in Mehrzahl zur Fruchtbildung gelangten. Die

Köpfchen enthalten mehrere Fruchtknoten, wovon jeder eine atrope Samenanlage besitzt. In demselben Köpfchen sind Samenanlagen verschiedenen Alters. Während die einen junge Embryonen enthalten, sind die anderen noch auf ganz jungen Stadien stehen geblieben. Da die mikroskopische Untersuchung die Bildung der Embryonen ohne Befruchtung bestätigte, ist kein Zweifel an der parthenogenetischen Entwicklung dieser Pflanze vorhanden. Doch ist vielleicht die ganze Entwicklung bei keiner der anderen Urticaceen so deutlich typisch, als bei Elatostema sessile. Die junge Samenanlage, bei welcher nur das innere Integument zum Vorschein kommt, enthält die Archesporzelle

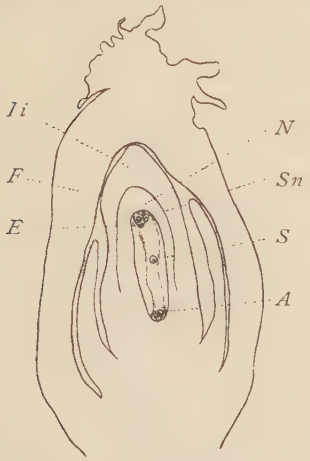

Fig. 30. Pilea grandis.
Ii inneres Integument,
F Fruchtknoten, *E* Eizelle,
N Nucellus, *Sn* Synergide,
S sekundärer Embryosackkern, *A* Antipoden.

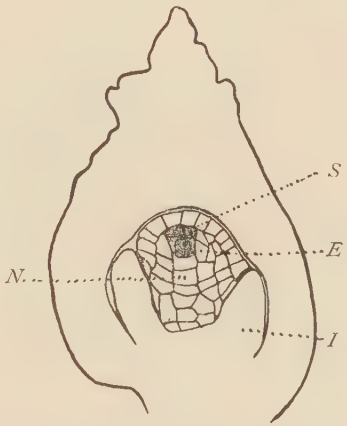

Fig. 31. Elatostema sessile.
N Nucellus, *S* Schichtzelle,
E Embryosackmutterzelle,
I Integument.

und die Schichtzelle (Fig. 31). Die letztere teilt sich mehrfach, was allgemein bei den Urticaceen geschieht, und senkt den Embryosack in die Mitte des Nucellus hinein. Eine Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle habe ich nicht beobachtet; wahrscheinlich entwickelt sich die Archesporzelle direkt zum Embryosack, was in der Weise geschieht, daß sich die Zelle nach unten verlängert und zwar so rasch, daß der Kern im oberen Teile liegen bleibt. Zu dieser Zeit wächst das innere Integument über den Nucellusscheitel und das äußere erreicht die halbe Höhe des inneren (Fig 32). Die folgenden Stadien außer der Vierkernigkeit des Embryosacks fehlen mir. Da aber der Embryosack streng typisch ausgebildet ist, unterliegt es keinem Zweifel, daß die ganze Entwicklung des Embryosacks bis zur Bildung des Eiapparates normal

verläuft. Die Eizelle ist groß und stark entwickelt, besitzt einen großen Kern mit einem Nucleolus und ist plasmareich. Beide Synergiden sind normal ausgebildet, wie es nie bei einer anderen Urticacee der Fall ist. Beide Polkerne sind ziemlich groß, jeder mit einem Nucleolus und ihre normale Lage ist immer dicht an dem unteren Teil der Eizelle (Fig. 33). Die drei Antipoden, welche deutlich zu sehen sind, weichen von dem Typus nicht ab. Wenn der Embryosack in diesen Zustand gelangt, teilt sich die Eizelle in einen zweizelligen Embryo und parallel damit verläuft die Endospermbildung (Fig. 34). Die Antipoden sind noch zu dieser Zeit vorhanden. Bei etwas größeren Embryonen gehen die Antipoden zugrunde, während die großen Endospermkerne sich über

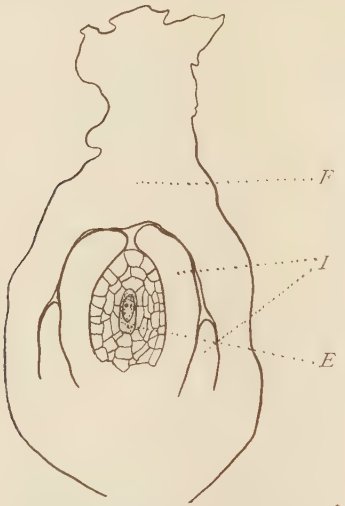

Fig. 32. Elatostema sessile.
F Fruchtknoten, *I* Integumente, *E* Embryosack.

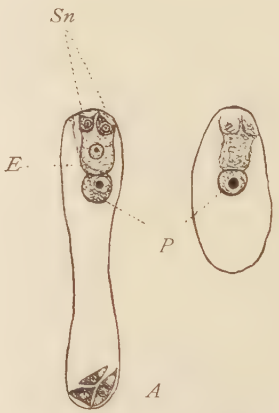

Fig. 33. Elatostema sessile.
E Eizelle, *Sn* Synergiden, *P* Polkerne, *A* Antipoden.

den ganzen Embryosack zerstreuen (Fig. 35). Der Embryo wächst rasch heran und in kurzer Zeit ist die Samenbildung vollendet. Der Embryo weicht in keiner Beziehung von dem gewöhnlichen Typus ab (Fig. 35). Der Unterschied von den anderen Urticaceen besteht nur darin, daß die Zellen, wie die Kerne, viel größer als sonst sind. Zur Zeit der Reife des Embryosacks, d. h. derjenigen des Eiapparates, ist das innere Integument vollständig verwachsen und seine Zellen besitzen dicke Wände. Im oberen Teile verschmilzt das Integument mit der Fruchtknotenwand, die hier ein obturatorähnliches Gebilde darstellt (Fig. 36). Das äußere Integument bleibt in seiner Entwicklung stark zurück. Wie bei den anderen Urticaceen sind auch bei Elatostema

sessile an der Basis des Nucellus beide Gewebe vorhanden, welche mit der Ernährung in gewissem Zusammenhang stehen. In derselben Weise sind auch die unteren Zellen des inneren Integumentes ausgebildet. Was die Embryobildung anbelangt, möchte ich noch erwähnen, daß die Eizelle sich durch Teilung ohne jede Ruheperiode zum Embryo entwickelt, daß das Endosperm immer nur in kleiner Menge vorhanden ist, da es von dem Embryo vernichtet wird, was vielleicht als Folge des raschen Wachstums anzusehen ist. Außerdem entstehen die Embryonen nur aus der Eizelle. Kein einziger Fall von Polyembryonie oder einer Anomalie in der Bildung des Embryos wurde beobachtet, obwohl mehrere Hunderte von Embryonen untersucht wurden. Die reifen Samen wurden ausgesät und es keimten von ihnen 60. Alle

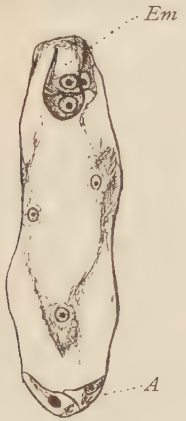

Fig. 34.
Elatostema sessile.
Em zweizelliger Embryo, *A* Antipoden.

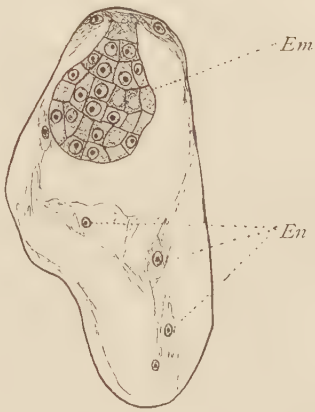

Fig. 35. Elatostema sessile.
Em Embryo, *En* Endospermkerne.

60 Exemplare haben geblüht und eine große Fruchtbarkeit gezeigt. Alle Exemplare waren ohne Ausnahme weiblich. Wir haben hier also die Erscheinung vor uns, daß eine Spaltung der Geschlechtsanlagen nicht vorhanden ist. Von den anderen parthenogenetischen Pflanzen weicht Elatostema sessile in der Beziehung ab, daß keine Anomalien vorhanden sind, obwohl sie bei Elatostema acuminatum (nach Treub) eine gewöhnliche Erscheinung sind.

In dem Vorhandensein von Parthenogenesis, wie in der Entwicklung des Fruchtknotens, der Integumente und der Samenanlage stimmen meine Beobachtungen über Elatostema sessile mit denjenigen von Treub vollständig überein. In der Entwicklung des Embryosacks und in der Embryobildung gehen die beiden Arten, Elatostema acu-

minatum und Elatostema sessile weit auseinander. Die Schichtzelle und die Embryosackmutterzelle konnte ich deutlich beobachten, aber von einer Tetradenteilung nichts sicheres feststellen, während Treubs Abbildungen dieselbe deutlich zeigen. Die bedeutendsten Unterschiede liegen in dem Embryosacke selbst. Elatostema acuminatum sagt Treub: „Nous avons dit qu' à partir de la présence de quatre noyaux le sac embryonnaire cesse de suivre le developpement normal... De véritables antipodes ne se differencient presque jamais, dans le cas de la fig. 4. Pl. VI il semblait y en avoir une. Enfin la formation d'un appareil sexuel normal est tout aussi rare. A titre de grande exception, j'ai representé dans les figures 6a et 6b de la même planche deux coupes successives d'un sac, ou il y 'avait un appareil sexuel à aspect normal. En revanche ce sac ne contenait pas d'antipodes mais seulement deux noyaux vers le milieu." Bei Elatostema sessile war es sehr leicht festzustellen, daß ein typisch normaler Eiapparat, drei Antipoden und die beiden Polkerne vorhanden sind. Bei keiner anderen Urticacee waren alle diese Teile des Embryosackes so deutlich zu sehen, wie bei Elatostema sessile. Was die Embryobildung anbelangt, so sagt Treub: „Dans les ovaires se transformant en fruits je n'ai pas vue une seule fois l'embryon prendre naissance d'une oosphère bien differencié. Tout ce qu'on peut dire, a mon avis c'est qu'un des noyaux du sac devient le point de départ de la formation d'un embryon. D'accord avec cela la position de l'embryon dans le sac est loin d'être fixe. Je ne crois pas m'écarter beaucoup de la réalité en disant que dans la moitié des cas l'embryon n'occupe pas le sommet du sac." Bei Elatostema sessile entstehen alle Embryonen nur aus der Eizelle, welche deutlich differenziert ist. Von einigen hundert Embryonen, welche ich auf meinen Schnittserien beobachtete, befanden sich alle an dem mikropylaren Ende des Embryosacks und die zweizelligen Embryonen zeigten deutlich ihre Entstehung aus der Eizelle. Kein einziger anormaler Fall von Embryobildung war zu beobachten. Auch andere Fälle der Anomalien, wie

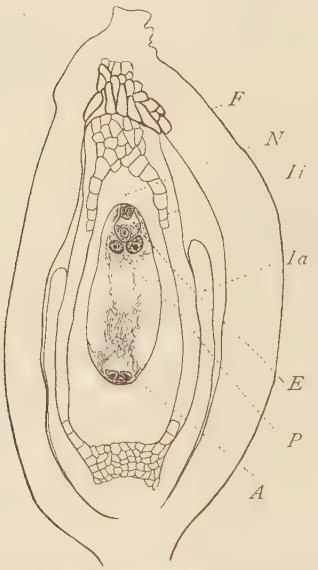

Fig. 36. Elatostema sessile. *F* Fruchtknoten, *N* Nucellus, *Ii* inneres, *Ia* äußeres Integument, *E* Eizelle, *P* Pollenkerne, *A* Antipoden.

eine Ausbildung von zwei Embryosäcken, kamen nicht zum Vorschein. Aus dem Gesagten kann man mit Wahrscheinlichkeit schließen, daß Elatostema acuminatum in ihrer parthenogenetischen Entwicklung große Reduktionen aufweißt, sogar den Verlust eines deutlich ausgebildeten Eiapparates und die Möglichkeit Embryonen aus verschiedenen Zellen des Embryosacks zu erzeugen, während Elatostema sessile noch ganz deutlich einen normalen Embryosack beibehalten hat und noch keine Folgen den parthenogenetischen Entwicklung aufweist. Die beiden Polkerne, welche ziemlich groß sind, bleiben getrennt. Sie legen sich dicht an den unteren Rand der reifen Eizelle an und teilen sich wahrscheinlich ohne vorher zu verschmelzen. Ähnliche Bilder sind von Juel bei Antennaria alpina beschrieben worden. Das ist die einzige Abweichung, welche die Einwirkung der Parthenogenesis verursacht hat. Außerdem beobachtete ich eine parthenogenetische Embryobildung bei Dorstenia Drakeana und Dorstenia contrayerva, welche unten ausführlicher beschrieben werden. Charakteristisch ist für die Pflanzen eine große Zahl von Antipoden, welche später zugrunde gehen. Eine ähnliche Erscheinung unter der parthenogescetischen Pflanzen besteht bei Antennaria alpina.

Bis jetzt ist Parthenogenesis bei folgenden Pflanzen festgestellt:

Balanophoraceae	(Balanophora globosa, Bal. elongata, Helosis guyanensis). (Chalazogamie.)
Compositae	(Taraxacum-Arten, Hieracium-Arten, Antennaria alpina).
Cucurbitaceae	(Bryonia dioica). (Chalazogamie.)
Halorrhagidaceae	(Gunnera chilensis).
Liliaceae	(Dasylirion acrotrichum?).
Moraceae	(Ficus hirta, Dorstenia drakeana, Dorst. contrayerva) (vielleicht Chalazogamie).
Ranunculaceae	(Thalictrum purpurascens).
Rosaceae	(Alchemilla-Arten) (Chalazogamie).
Thymeleaceae	(Wikstroemia indica).
Urticaceae	(Elatostema acuminatum, El. sessile).

Aus dieser Tabelle sehen wir, daß diese Pflanzen vielen sowohl in systematischer, wie auch anderer Beziehung verschiedenartigen Familien angehören und deshalb kann von einer phylogenetischen Auffassung der Erscheinung keine Rede sein. Wir können aber, wie es mir scheint, einige für alle diese parthenogenetischen Planzen allgemeine Merkmale feststellen. Ich wollte hier auf eine Tendenz bei den parthenogenetischen Pflanzen hinweisen, die darin besteht, die verschiedenen Eigenschaften der einzelnen Embryosackzellen auszugleichen und somit eine Vereinfachung der Embryobildung herbeizuführen. Wir haben gesehen, daß Elatostema sessile und Elatostema acuminatum in der Embryo-

bildung von einander abweichen. Während bei Elastostema sessile der Embryosack seine typische Gestalt beibehalten hat und der Embryo ausnahmslos aus der Eizelle sich entwickelt, kommt es bei Elatostema acuminatum nicht mehr zur Ausbildung des Eiapparates, sondern der Embryo kann aus fast jeder Zelle des Embryosacks entstehen. Bei Elatostema sessile hat also die Eizelle alle ihre Eigenschaften beibehalten; Elatostema acuminatum hat in ihrer Entwicklung eine Reduktion erfahren. Bei Alchemilla-Arten ist außer der Tatsache, daß der Embryo nicht nur aus der Eizelle entstehen kann, deutlich die schwächere Abgrenzung der Antipoden von den Polkernen zu sehen; es sind also hier alle Zellen schon weniger differenziert. Bei Balanophora elongata, globosa und Helosis guyanensis ist die Reduktion bis zum Verlust des Eiapparates und noch anderer Zellen fortgeschritten und alle Funktionen besorgt mit Erfolg nur der obere Polkern. Wir sehen also, daß einige parthenogenetische Pflanzen den typischen Embryosack besitzen, bei anderen ist eine Neigung vorhanden, die Differenzen der einzelnen Zellen im Embryosack verschwinden zu lassen, d. h. die am spätesten in ihrer Entwicklung erworbenen Merkmale verschwinden bei der Reduktion zuerst. Hierher gehören bei der Eizelle der Verlust ihrer spezifischen, morphologischen und physiologischen Eigenschaften. Die Reize, welche sie in erster Reihe zur Embryobildung veranlaßt haben, sind jetzt von ihren Konkurrenten, den Synergiden und Antipoden, in derselben Weise verwendet worden. Zuletzt verschwinden die Unterschiede zwischen dem Polkern und den anderen Zellen, wie es bei Balanophora der Fall ist. Auffallend ist die Erscheinung, daß nur ein Polkern das Endosperm und den Embryo bildet, weil er als Äquivalent der anderen Zellen keine Verschmelzung mit dem anderen Polkerne, welcher zugrunde geht, braucht. Bei parthenogenetischen Pflanzen existiert also wegen der somatischen Zahl der Chromosomen eine Vorbedingung zum Ausgleich der Verschiedenheiten der Eizelle und der anderen Embryosackzellen. Es bleiben aber noch viele andere nicht weniger wichtige Eigenschaften übrig, welche noch lange Zeit eine Differenz der Eizelle von den anderen Zellen des Embryosacks bedingen; allmählich heben sich diese Eigenschaften auf und kann dieser Ausgleich bis zu der Reduktion auf einen einzigen funktionierenden Kern fortschreiten.

Laportea moroides.

Die junge Samenanlage, bei welcher die beiden Integumente kaum angedeutet sind, zeigt gewöhnlich in der vierten Reihe eine Embryosackmutterzelle. In letzterer, obwohl von bedeutenderer Größe als die angrenzenden Zellen, sind keine cytologischen Einzelheiten zu

unterscheiden. Die typische Tetradenteilung zu beobachten ist mir nicht gelungen, nur die erste Teilung war einigemale sichtbar. Die untere Tochterzelle entwickelt sich in diesem Falle zum Embryosack (Fig. 37). Der primäre Embryosackkern teilt sich in gewöhnlicher Weise und kommt so zur Entwicklung des Eiapparates. Dieser ist dadurch bemerkenswert, daß seine Zellen im Vergleich zu den vegetativen Zellen der Pflanze außerordentlich klein sind. Deshalb ist ein klares Bild des Eiapparates nicht vorhanden. Die drei Antipoden, der sekundäre Embryosackkern und die Eizelle sind wie bei allen anderen Urticaceen normal ausgebildet, Synergiden fehlen. Die Eizelle fängt an sich zu teilen und führt zur Entwicklung des Embryos. Gleichzeitig beginnt die Bildung des Endosperms und der Embryosack vergrößert sich. In einer Beziehung weicht die Embryoentwicklung ab. Entweder besitzt der Embryo Zellen und Kerne von für die Urticaceen normaler Größe und in diesem Falle sind auch die Endospermkerne normal, oder der Embryo ist sehr klein, obwohl nach seiner Form zu beurteilen die Stadien seiner Entwicklung nicht so jung waren. Dann sind seine Zellen und Kerne außerordentlich klein, die Membranen der Zellen fast unsichtbar. Die Endospermkerne, die sehr regelmäßig in Reihen geordnet sind, erinnern ihrer Größe nach gar nicht an die der obenerwähnten großen Embryonen, bei welchen die Endospermkerne über den ganzen Embryosack zerstreut sind (Fig. 38—39). Der sekundäre Embryosackkern verschmilzt, wie bei vielen anderen Urticaceen, bei der Embryobildung. Die beiden Integumente bilden sich frühzeitig aus, wachsen aber langsam nach oben. Das äußere gelangt niemals zum oberen Teil des Nucellus und bleibt wie bei den meisten

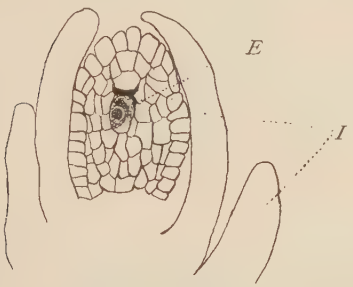

Fig. 37. Laportea moroides.
I Integumente, *E* junger Embryosack.

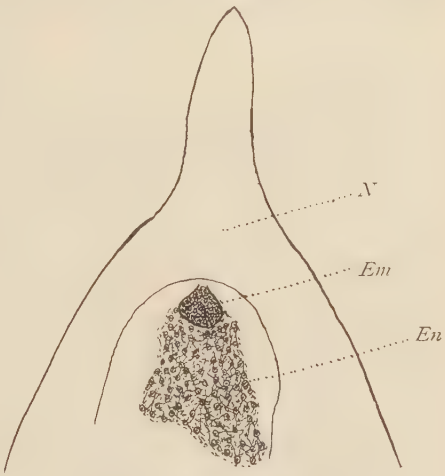

Fig. 38. Laportea moroides.
N Nucellus mit Integumenten, *Em* Embryo, *En* Endosperm.

Urticaceen in seiner Entwicklung zurück. Das innere Integument wächst rascher und erreicht zu der Zeit der Embryobildung die Fruchtknotenwand an der Stelle, von der sich der Griffel erhebt (Fig. 40). Ein Verwachsen der Mikropyle findet nicht statt, aber bei weiterer Entwicklung stellt das innere Intugement ein lockeres geflechtartiges Gebilde dar (Fig. 41) und bleibt in diesem Zustande bis zur Embryobildung. Zu dieser Zeit tritt im unteren Teile dieser schnabelförmigen Bildung eine Verdickung der Zellmembranen ein und schreitet nach oben fort. Bei den Samenanlagen mit großen Embryonen ist dieses Rostrum in der Fruchtknotenwand noch scharf genug abgegrenzt. Die Integumente bestehen, wie gewöhnlich bei Urticaceen aus zwei Schichten.

Fig. 39.
Laportea moroides.
Em Embryo,
En Endospermkerne.

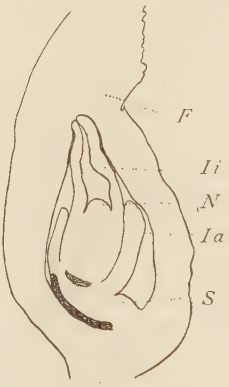

Fig. 40.
Laportea moroides.
F Fruchtknoten,
Ii inneres Integument,
N Nucellus, *Ia* äußeres Integument, *S* Stiel.

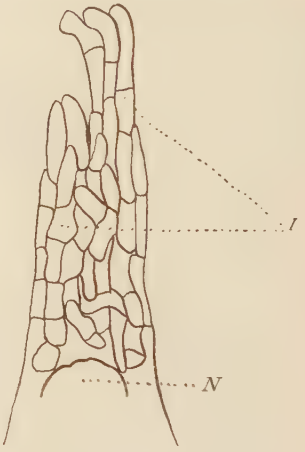

Fig. 41. Laportea moroides.
I inneres Integument,
N Nucellus.

Durch Zusammentreffen des inneren Integumentes über dem Nucellus entsteht ein Raum, welcher auf der unteren Seite vom Nucellusscheitel abgeschlossen wird. Der ganze Fruchtknoten ist asymmetrisch. Man kann eine mehr gebogene und eine weniger stark gebogene Seite unterscheiden. Der lange Griffel ist bei jungen Stadien gerade gestreckt und erfährt nur in der Nähe des Fruchtknotens eine Krümmung. An dieser Stelle treffen wir 3—5 Raphiden, welche den Griffelkanal verstopfen. Daneben sehen wir Verdickungen der Zellmembranen. Die Fruchtknotenwand besteht aus vier Schichten. Die ganze Samenanlage sitzt auf einem Stiel, welcher im unteren Teil eine Biegung in der Richtung der stärker gekrümmten konvexen Seite ausführt und die Krümmung der ganzen Samenanlage verursacht. Der gekrümmte Stiel legt sich mit seiner ausgestülpten Seite dicht an die konvexe Seite der

Fruchtknotenwand; auf der anderen Seite entsteht ein Hohlraum, welcher von unten durch den Stiel, von oben von dem äußeren Integument und von außen von der inneren Seite der konkaven Fruchtknotenwand gebildet wird. Die äußere Schicht des Stiels bildet auf seiner breiten Konvexseite eine kurze Reihe von Zellen mit verdickten Membranen. Im basalen Teile des Nucellus zeigen sich wieder die eigentümlichen Gewebe, welche schon oben beschrieben wurden, aber in nicht so aus gesprochener Weise. Die Krümmung ist stark ausgebildet selbst in solchen Fällen, wo das innere Integument den Griffelteil der Fruchtknotenwand noch nicht erreicht hat. Deshalb ist als Ursache der Einkrümmung des Stiels nicht der mechanische Druck anzusehen, welchen der obere Teil des Fruchtknotens während des raschen Wachstums der ganzen Samenanlage auf dieselbe ausübt. Einen Pollenschlauch zu finden war mir unmöglich. Wenn zwei- oder dreimal farblose Bilder wahrnehmbar waren, befanden sie sich alle im „Rostrum“ des inneren Integuments, wo solche Bilder wahrscheinlich nur durch Ineinandergreifen der dort liegenden langgestreckten Zellen entstanden waren. Bei der Samenbildung verlängert sich das Rostrum und scheint vertrocknet zu sein. An den Seiten bilden sich die Integumente um zu einer dünnen strukturlosen Haut. Von dem Nucellus bleibt nur eine Schicht. An der Basis ist er etwas deutlicher zu sehen. Die basalen Gewebe bleiben erhalten (Fig. 42).

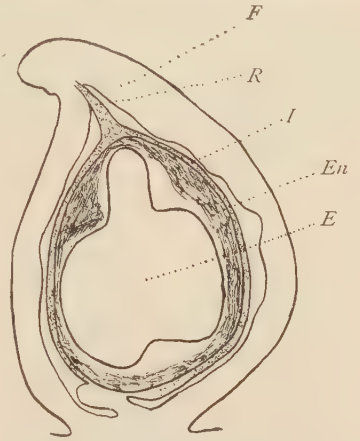

Fig. 42. Laportea moroides. *F* Fruchtknoten, *R* „Rostrum“, *I* Haut, *En* Endosperm, *E* Embryo.

Urera baccifera.

In meinen Präparaten beobachtete ich nur die älteren Stadien der Pflanze. Die Samenanlagen besaßen einen Embryosack mit für die Urticaceen normalem Eiapparat, d. h. die Eizelle ohne Synergiden, die beiden Endospermkerne und kleine Antipoden (Fig. 43). Die letzteren sind so klein, daß ihre Zahl schwer festzustellen war (Fig. 43), aber

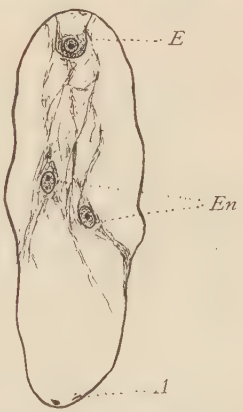

Fig. 43. Urera baccifera. *E* Eizelle, *En* Polkerne, *A* Antipoden.

sie übersteigt wahrscheinlich nicht drei. Der Fruchtknoten besitzt eine konvexe und eine konkave Seite mit einseitig gebogenem Griffel (Fig. 44). Die Samenanlage ist wegen der Asymmetrie des Fruchtknotens etwas eigenartig ausgebildet. Sie sitzt auf einem kurzen Stiel in ähnlicher Weise, wie bei Laportea moroides und ist wegen ihrer starken Krümmung ganz auf die von außen konvexe Seite des Fruchtknotens verschoben. Die Samenanlage selbst ist gerade getreckt. Die beiden Integumente, welche gut entwickelt sind, sind nach oben gerichtet und verwachsen niemals (Fig. 45). Das Innere überdeckt den Nucellus und bildet eine

Fig. 44 Urera baccifera. *F* Fruchtknoten, *E* Embryo, *I* Integumente, *S* Stiel.

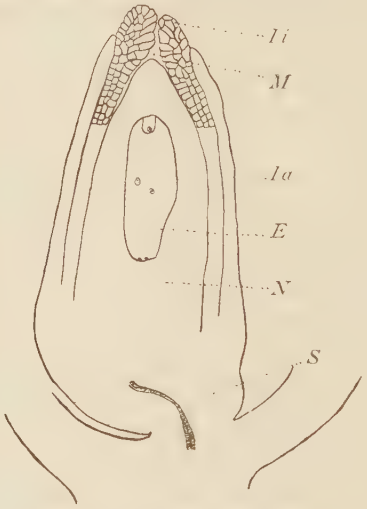

Fig. 45. Urera baccifera. *Ii* Inneres Integument, *M* Mikrophile, *Ia* äußeres Integument, *E* Embryosack, *N* Nucellus, *S* Stiel.

deutliche Mikropyle. Das äußere Integument erreicht fast die Höhe des inneren und bleibt unabhängig von dem letzteren. Die Eizelle entwickelt sich zu einem normalen Embryo. Gleichzeitig damit entsteht das Endosperm. Weiter hat die Pflanze nichts Interessantes geboten.

Parietaria officinalis.

Im allgemeinen ist bei Parietaria officinalis der Fruchtknoten und die Samenanlage von denen der anderen Urticaceen nicht abweichend. Der Fruchtknoten ist von den Perigonblättern dicht umhüllt und läßt nur den Griffel mit der Narbe frei, welche bei den älteren Fruchtknoten abfällt. Die ganze Erscheinung erinnert an diejenige von Urtica pilulifera. Der Embryosack enthält einen gewöhnlichen Eiapparat. Das Endosperm entwickelt sich früher als die Eizelle sich teilt (Fig. 46).

Der Embryo, welcher in gewöhnlicher Weise ausgebildet ist, liegt in der Mitte eines gut entwickelten Endospermgewebes, welches an den Wänden haftet und in der Mitte des Embryosacks einen Hohlraum bildet. Der Embryosack ist auf diesem Stadium etwas gekrümmt. Die Samenanlage, welche einen noch jungen Embryosack hat und von zwei noch nicht verwachsenen Integumenten umgeben ist, erfüllt nur einen kleinen Teil des Fruchtknotenraums; letzterer macht schon zu dieser Zeit den Eindruck einer reifenden Frucht (Fig. 47). In Wirklichkeit aber ist die Samenanlage und der Embryosack noch nicht reif. In diesem Stadium beginnt der untere Teil der Samenanlage eine starke Krümmung auszuführen. Die Biegung ist so groß, daß das äußere Integument auf der einen Seite auf die Fruchtknotenwand stößt. Dann beginnt das äußere Integument stark zu wachsen und in kurzer Zeit überholt es das innere. Dieses verwächst über dem Nucellus und das äußere ebenfalls, aber

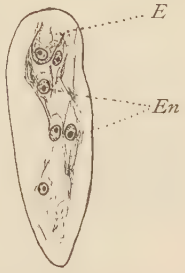

Fig. 46.
Parietaria officinalis.
E Eizelle, *En* Endospermkerne.

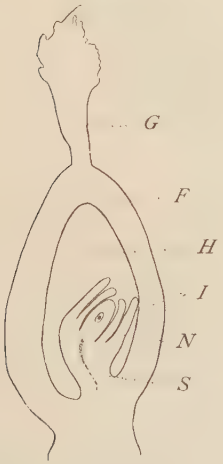

Fig. 47.
Parietaria officinalis.
G Griffel, *F* Fruchtknoten, *H* Hohlraum, *I* Integumente, *N* Nucellus, *S* Stiel.

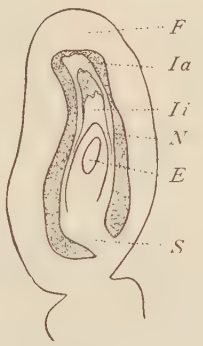

Fig. 48.
Parietaria officinalis.
F Fruchtknoten, *Ia* äußeres, *Ii* inneres Integument. *N* Nucellus, *E* Embryosack, *S* Stiel.

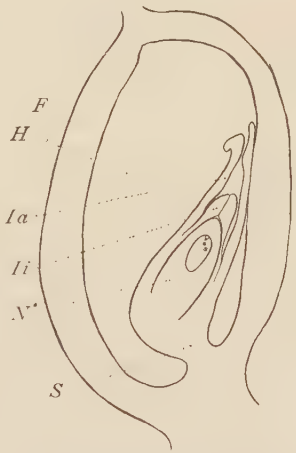

Fig. 49. Parietaria officinalis.
F Fruchtknoten, *H* Hohlraum, *Ia* äußeres, *Ii* inneres Integument, *N* Nucellus, *S* Stiel.

viel weiter nach oben. Deshalb entsteht zwischen beiden verwachsenen Integumenten sehr oft ein Hohlraum (Fig. 48). Nicht selten bleibt das äußere Integument auf einer Seite (Fig. 49) eine größere Strecke mit der

Fruchtknotenwand in Berührung, bis er dem Griffelkanalgewebe sich nähert. Falls hier eine Befruchtung nötig ist, so kann sie nur dann geschehen, wenn die Samenanlage zur rechten Zeit ausgewachsen ist, sonst geht der ganze Fruchtknoten zugrunde.

Fleurya aestuans.

Fleurya aestuans hat einen außerordentlich stark gebogenen Fruchtknoten und enthält eine Samenanlage, welche mittelst eines langen Stieles mit dem Fruchtknoten in Verbindung steht. Der Stiel ist lang, dünn und horizontal gestreckt, ohne eine Biegung zu zeigen, wie es

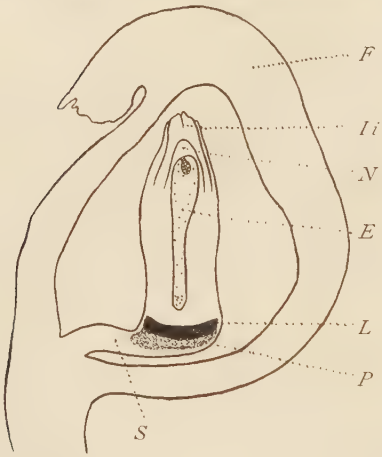

Fig. 50. Fleurya aestuans. *F* Fruchtknoten, *Ii* inneres Integument, *N* Nucellus, *E* Embryosack, *L* ligninhaltiges, *P* plasmareiches Gewebe, *S* Stiel.

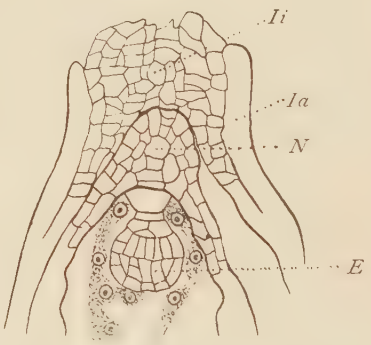

Fig. 51. Fleurya aestuans. *Ii* Inneres, *Ia* äußeres Integument, *N* Nucellus, *E* Embryo.

bei anderen mit einem Stiel versehenen Urticaceen der Fall ist (Fig. 50). Das äußere Integument bleibt in seiner Entwicklung, wie bei den anderen Urticaceen, nicht zurück, aber liegt den Seiten des inneren Integuments an, welches verwächst (Fig. 51). Am basalen Teile des Nucellus ist das ligninhaltige Gewebe deutlich ausgebildet, das plasamareiche etwas schwächer. In anderen Beziehungen weicht die Pflanze von dem Typus der Urticaceen nicht ab.

Boehmeria platyphylla.

Die außerordentlich kleinen Fruchtknoten enthalten eine auf einem Stiel sitzende Samenanlage, welche auch bei dieser Art ein wenig gekrümmt ist (Fig. 52). In anderen Beziehungen ist die Pflanze gleich den früher besprochenen Arten. In den Gewächshäusern blühte nur

ein Exemplar, welches weiblich war. Die in den Reifezustand gelangten Embryosäcke blieben ohne weitere Entwicklung und bildeten keine Embryonen. Diese Art ist also nicht parthenogenetisch.

Dorstenia drakeana und contrayerva.

Die ganze Gestalt der beiden Pflanzen, welche sich in jeder Beziehung vollständig gleichen, weicht von der der anderen Pflanzen dieser Gruppe ab. Die männlichen und die weiblichen Blüten sind tief in der fleischigen flachgestreckten Infloreszenz angelegt. Die männlichen Blüten sitzen höher als die weiblichen. Die Antheren bleiben mindestens bei der einen Hälfte der Blüten geschlossen, nur einige kommen über-

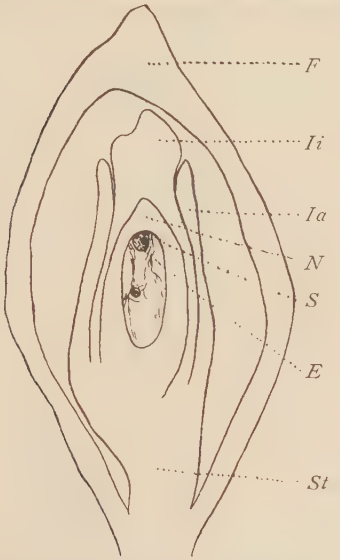

Fig. 52. Boehmeria platyphylla. *F* Fruchtknoten, *Ii* inneres, *Ia* äußeres Integument, *N* Nucellus, *S* Synergiden, *E* Eizelle, *St* Stiel.

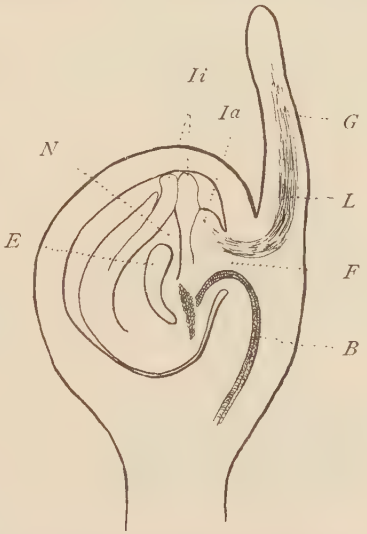

Fig. 53. Dorstenia drakeana. *G* Griffel, *Ii* inneres, *Ia* äußeres Integument, *L* Leitungsgewebe, *N* Nucellus, *E* Embryosack, *F* Funiculus, *B* Gefäßbündel.

haupt zum Vorschein und öffnen sich teilweise. Was die weiblichen Blüten anbelangt, so ist der ganze Fruchtknoten in der Infloreszenz verborgen und nur der Griffel mit den beiden Narben ragt hervor. Die einzige Samenanlage hängt an der Seitenwand des Fruchtknotens, auf welcher sich der Griffel befindet. Der Funiculus ist nicht breit. Das Leitungsgewebe des Griffels zieht sich unter einem rechten Winkel durch den Funiculus bis in die Integumente hinein und verschwindet in dem äußeren. In dem unteren Teile des Funiculus verläuft das Gefäßbündelsystem unter Bildung eines spitzen Winkels und kommt mit

seinem oberen Teile fast mit dem unteren Teile des Leitungsgewebes in Berührung. Die Samenanlage ist auf jungen Stadien so gerichtet, daß der Nucellusscheitel rechtwinklig zu der Fruchtknotenwand liegt. In älteren Samenanlagen ist im Chalazateil eine Krümmung eingetreten, so daß der Nucellusscheitel dann nach oben gerichtet ist. Die Samenanlage ist mit zwei Integumenten versehen. Das innere

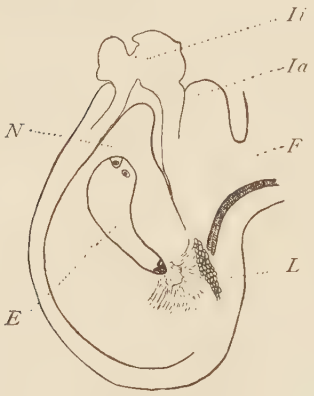

Fig. 54. Dorstenia drakeana. *Ii* Inneres, *Ia* äußeres Integument, *N* Nucellus, *E* Embryosack, *F* Funiculus, *L* ligninhaltiges Gewebe.

Fig. 55. Dorstenia drakeana. *E* Eizelle, *S* Synergiden, *P* Polkern, *A* Antipoden.

Fig. 56. Dorstenia drakeana. *E* Eizelle, *S* sekundärer Embryosackkern, *A* sechs Antipoden.

Integument verwächst und umhüllt die Samenanlage, das äußere ist auf der Griffelseite kürzer aber viel breiter, als auf der entgegengesetzten Seite. Es bleibt in seiner Entwicklung zurück und erreicht nicht die Verwachsungsstelle des inneren Integuments. Bei der weiteren Entwicklung der Samenanlage werden in deren oberem Teile die Zellwände etwas dicker und dunkler gefärbt. Was die anderen Teile der Samenanlage betrifft, so ist der Chalazateil erwähnenswert. Hier ist ähnlich wie bei den Urticaceen eine Anzahl von großen, runden, inten-

siv sich färbenden Zellen vorhanden, welche wie es scheint auch hier eine Rolle bei der Ernährung spielen (Fig. 53—4). Wenn ein größerer Embryo in dem Embryosack sich entwickelt hat, sieht man im Funiculus an der Stelle des Leitungsgewebes bis zu dem Gefäßbündel nach unten ovale langgestreckte Zellen, welche auch intensiver gefärbt werden und ziemlich dicke Wände besitzen. Der Embryosack ist schon bei jungen Stadien nach dem Chalazateil zu gebogen. Es scheint, daß die ganze Entwicklung des Eiapparates in jüngeren Stadien normal verläuft. Das jüngste Bild, welches ich beobachtete, zeigte die Eizelle, die beiden Synergiden, die beiden Polkerne und die Antipoden (Fig. 55). Die Synergiden gelangen ähnlich wie bei den Urticaceen nicht zu ihrer normalen Ausbildung und gehen frühzeitig zurunde. Die beiden Polkerne verschmelzen vor der Embryobildung zu einem größeren sekundären Endospermerkern. Die Eizelle wird zu dieser Zeit etwas größer. Der Endospermkern wandert nach oben und legt sich fast immer der Wand

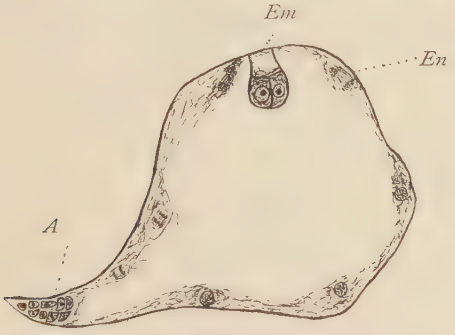

Fig. 57. Dorstenia contrayerva. *Em* Junger Embryo, *En* Endospermkerne in Teilung, *A* neun Antipoden.

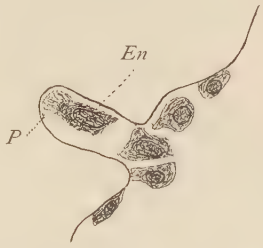

Fig. 58. Dorstenia drakeana. Antipodaler Teil des Embryosacks. *P* Plasmafädchen, *En* Endospermkern.

an, dort, wo der obere Teil des Embryosacks nach außen gekrümmt ist (Fig. 56). Die Antipoden sind immer in Mehrzahl vorhanden, es beginnt die Teilung derselben gewöhnlich frühzeitig. In der Regel schwankt bei dem reifen Embryosack die Zahl zwischen fünf und zehn. Drei Antipoden wurden bei diesen Stadien gar nicht beobachtet. In Embryosäcken, wo junge Embryonen vorhanden sind, steigt die Zahl der Antipoden selbst bis vierzehn (Fig. 57). Bei etwas älteren dagegen verschwinden alle diese Antipoden vollständig, und man sieht im antipodalen Teile die Endospermkerne, welche oft etwas größer und dunkler gefärbt sind. Die Endospermbildung und Embryoentwicklung verlaufen gleichzeitig (Fig. 57). Der Embryo weicht in keiner Beziehung von dem typischen ab. Die Endospermbildung geht anfangs etwas langsam vonstatten, die Kerne legen sich an die Wände, gelangen aber nicht

in den antipodalen Teil und bleiben durch das Plasma mit den Antipoden in Verbindung (Fig. 57). Später, wenn sich die Endospermkerne, welche den Embryosack besonders neben dem Embryo ausfüllen, vermehren, verschwinden die Antipoden und an ihrer Stelle sieht man gewöhnlich in diesem schmalen Teile einen großen Kern. In einem Falle wurde beobachtet, wie dünne Fäden von Protoplasma von einer Seite des Kerns zu der Spitze des Embryosacks verliefen (Fig. 58). Wahrscheinlich bewirken die am Anfang sich vermehrenden Antipoden die Ernährung und geben den Anstoß zur Endospermbildung. Später aber, wenn letzere fortschreitet, übernimmt diese Funktion das Endosperm selbst und führt zur Vernichtung der in Mehrzahl vorhandenen

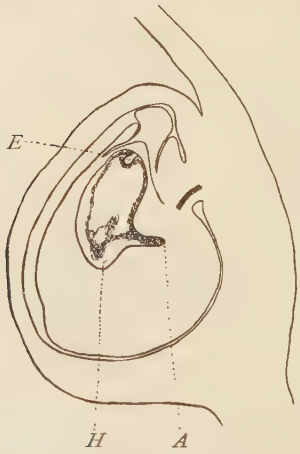

Fig. 59. Dorstenia drakeana. *E* Embryo, *H* Haustorium, *A* antipodaler Teil des Embryosacks.

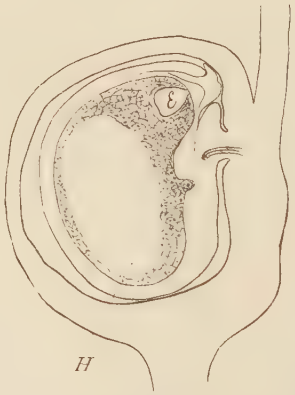

Fig. 60. Dorstenia drakeana. *E* Embryo, *H* haustorialer Teil des Embryosacks.

Antipoden. Zu Beginn der Embryobildung wird eine Vergrößerung des Embryosacks beobachtet. Dieser streckt sich nicht gleichmäßig nach allen Richtungen, sondern bildet am unteren Teile eine Ausstülpung (Fig. 59). Diese schreitet nach unten fort, wird immer breiter bis sie fast das ganze Nucellargewebe verdrängt (Fig. 60). Deshalb macht ein älterer Embryosack den Eindruck, als ob der antipodale Teil, welcher bei seiner Entwicklung an die Chalaza mit dem Gefäßbündel anstößt und so an einer Verlängerung verhindert wird, ein Haustorium wäre. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß wir es hier in Wirklichkeit mit dem normalen Ende eines Embryosacks zu tun haben, der aber in seiner Funktion einem Haustorium sich nähert. Umgekehrt ist die Fortsetzung des Embryosacks nach unten seiner Entwicklungsart nach ein Haus-

torium, welches aber nur zur Verbreiterung des Embryosacks führt und keine Funktionen erfüllt. Aus den Samenanlagen entwickeln sich reife Samen. Dem Aussehen nach, sollten wir es hier mit chalazogamen Pflanzen zu tun haben, da der Pollenschlauch keinen anderen Weg als durch den Funiculus zur Eizelle hat. In Wirklichkeit aber sind keine Pollenschläuche bei Anwendung der verschiedenen Methoden der Fixierung und Färbung beobachtet worden. Deshalb bin ich der Meinung, daß diese beiden Arten sich auf rein parthenogenetischem Wege vermehren. Zur Prüfung meiner Ansicht habe ich verschiedene Experimente angestellt und zum Untersuchen auch frisches Material herangezogen. Am besten gelangen Versuche durch Abreißen des aus der Infloreszenz herausragenden Griffels mit den beiden Narben aller zu diesem Blütenstand gehörigen Blüten mit einer feinen Pinzette zu einer Zeit, wo die Antheren noch ganz unreif und geschlossen waren. Es enstanden in den behandelten Blüten mehrere Samen. Die Versuche wurden auch derartig angestellt, daß nicht die ganze Inflorenz, sondern nur ein Teil derselben behandelt wurde, so daß einige Blüten den Griffel behielten. Es entstanden in diesem Falle in beiden Teilen der Infloreszenz in dem mit verletzten Blüten, wie auch in dem anderen reife Samen. Bei den nicht behandelten Fruchtknoten wurden die Narben mit Eau-de-Javelle untersucht und zeigten niemals Pollenkörner. Obwohl die männlichen Blüten neben den weiblichen sitzen, kommt es niemals zu einer Bestäubug, weil die Antheren sich sehr selten öffnen und keine gebogenen Filamente besitzen. Also ist sicher hier Parthenogenesis vorhanden.

Dorstenia turnerifolia.

Dorstenia turnerifolia gleicht im allgemeinen den beiden oben besprochenen Arten; hier will ich nur auf einige Abweichungen hinweisen. Schon in ganz jungen Fruchtknoten ist die Ausbildung der Integumente bemerkenswert. Der Nucellusscheitel ist in diesem Stadium nicht nach oben, sondern nach seitwärts gerichtet. Das innere und äußere Integument ist deutlich auf der unteren Seite, wenn man die Samenanlage in Längsschnitten untersucht, ausgebildet, während man auf der oberen keine Integumente sieht. Hier entsteht ein höckerartiger mächtiger Wulst, welcher von dem Funiculus sich über die Samenanlage verbreitet (Fig. 61). Man kann ihn als Auswuchs

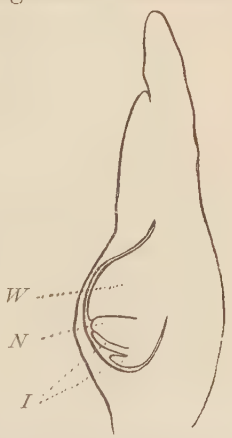

Fig. 61.
Dorstenia turnerifolia.
W Wulst, *N* Nucellus, *I* Integumente.

des Funiculus betrachten, weil man schon in jungen Stadien in ihm keine Spuren einer Integumentverschmelzung bemerkt. Bei weiterer Entwicklung krümmt sich die ganze Samenanlage nach oben und der Nucellus nimmt für immer eine gekrümmte Lage ein. Das innere Integument berührt in diesem Stadium den ihm gegenüberliegenden Wulst und fängt an, mit ihm zu verwachsen (Fig. 62). Das äußere Integument verlängert sich etwas weiter. Zur Zeit der Embryosackentwicklung verdickt sich der Wulst wie das innere Integument und

Fig. 62. Dorstenia turnerifolia. *F* Fruchtknoten, *W* Wulst, *I* Integumente, *N* Nucellus.

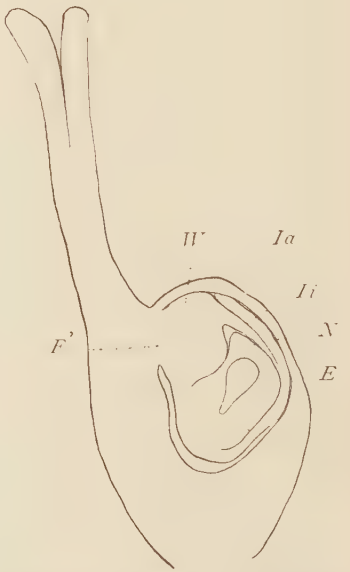

Fig. 63. Dorstenia turnerifolia. *F* Funiculus, *W* Wulst, *Ia* äußeres, *Ii* inneres Integument, *N* Nucellus, *E* Embryosack.

die Stelle der Verschmelzung verschwindet fast spurlos. Während das innere Integument mit dem Wulst frühzeitig verwächst, ragt das äußere, noch deutlich abgegrenzte Integument über den Wulst in den Raum zwischen den letzteren und der Fruchtknotenwand hinein. Das ganze Bild macht zur Zeit der Reife des Embryosacks den Eindruck, als ob der Funiculus mächtig entwickelt wäre und mittels eines Auswuchses sich zwischen den Nucellus und dem scheinbar einzigen Integumente

(in Wirklichkeit äußerem) eingeschoben hätte. Die Entwicklungsgeschichte zeigt aber, daß die Entwicklung viel normaler und einfacher ist (Fig. 63). In dem jungen Nucellus vollzieht sich die Tetradenteilung in großer Tiefe. In ähnlicher Weise, wie bei den Urticaceen, habe ich bei Dorstenia turnerifolia nur drei Tochterzellen beobachtet, von denen die untere sich zum Embryosack entwickelt. Der Embryosack besitzt eine Eizelle, beide Synergiden, welche aber nicht sehr deutlich hervortreten, obwohl beide Kerne immer vorhanden sind, die beiden Endospermkerne, welche sich nebeneinander legen, und die Antipoden (Fig. 64). In einigen Fällen waren mehr als drei vorhanden. Bei etwas älteren Embryosäcken verschmelzen die beiden Polkerne zum sekundären Embryosackkern. Zur Embryobildung gelangt die Eizelle niemals. Die Ursachen,

Fig. 64. Dorstenia turnerifolia. *E* Eizelle, *P* Polkerne, *A* Antipoden.

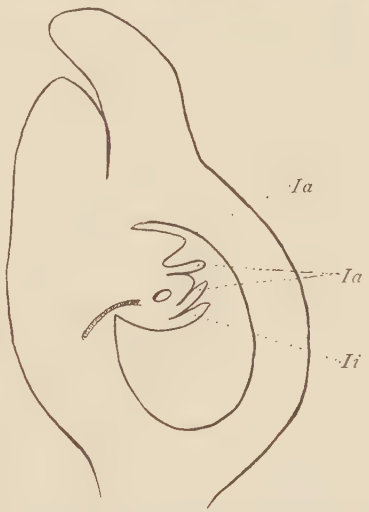

Fig. 65. Morus rubra. *Ii* Inneres, *Ia* äußeres Integument.

die zur Sterilität führen, sind unbekannt. Die Pflanzen wachsen in demselben Gewächshaus wie die beiden anderen Dorstenien und waren immer kräftiger und besser entwickelt als die zwei anderen, welche immer reichlich Früchte lieferten. Dorstenia turnerifolia also ist wahrscheinlich normal und gelangt durch Befruchtung zur Embryobildung.

Morus-Arten.

Die Morus-Arten blieben alle steril. Deshalb mußte ich mich auf die jüngeren Stadien beschränken. Die Entwicklung des Fruchtknotens und der Samenanlage weicht nicht von der der Dorstenien ab. Die Integumente sind in jungen Stadien noch sichtbar, wie bei Dorstenia

dracaena, aber die ganze Samenlage nähert sich in ihrer Befestigungsart durch den Funiculus, wie in der Krümmung des Nucellus mehr der Dorstenia turnerifolia (Fig. 65). Da sich ohne Bestäubung nur der Fruchtknoten entwickelt, während die Samenanlage degeneriert, ist eine Befruchtung für Morus-Arten nötig.

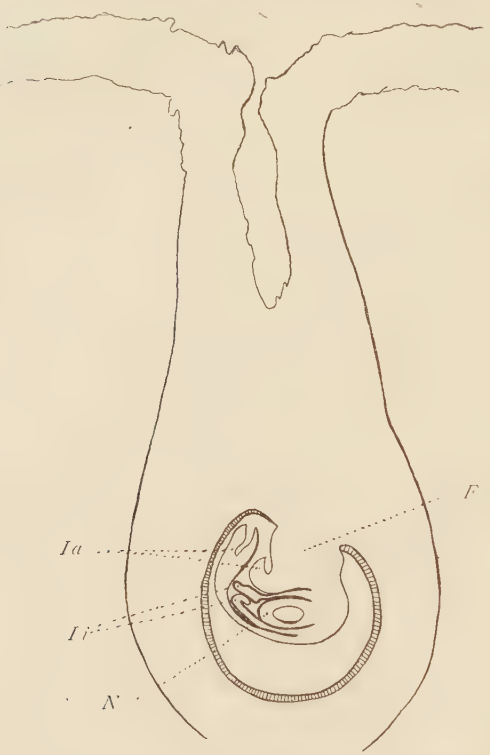

Fig 66. Celtis occidentalis. *Ia* äußeres, *Ii* inneres Integument, *N* Nucellus, *F* Funiculus.

Celtis occidentalis.

Während die jungen Fruchtknoten von Celtis australis innerhalb eines Monats (Mai—Juni) alle abgefallen waren, blieb eine Anzahl derjenigen von Celtis occidentalis den ganzen Juni hängen. Obwohl der Fruchtknoten sich vergrößerte, blieben die Samenanlagen fast unverändert. Nur Anfang Juli fingen die Samenanlagen rasch zu wachsen an und reiften im August in ganz normaler Weise. Also ist hier eine Ruheperiode eingetreten, die wenigstens einen Monat dauerte. Der Zeitraum zwischen der Bildung des Embryos und der Bestäubung beträgt ungefähr 6—7 Wochen. Die ganze Samenanlage hängt an einem großen Funiculus. In jungen Stadien, d. h. zu der Zeit der Bildung des Eiapparates ist dieselbe noch fast gerade gestreckt und befindet sich im oberen Teile des Fruchtknotenraumes; mit der Zeit führt sie eine Krümmung aus. Die Samenanlage ist mit zwei Integumenten versehen, die etwas abweichend vom gewöhnlichen Typus sich entwickeln. Das äußere Integument ist auf seinen beiden Seiten nicht gleichmäßig entwickelt. Auf der dem Funiculus zugekehrten Seite ist es kurz, dick, von innen nach außen sehr stark gekrümmt und einem spitzen Höcker ähnlich. Auf der anderen Seite ist das äußere Integument am Anfang der Chalaza ganz normal, weiter aber wächst es stark über

das innere Integument heraus, verdickt sich im oberen Teile und bildet selbst Zweige (Fig. 66). Es erreicht in seiner Entwicklung die Fruchtknotenwand, mit der es aber niemals verwächst. Das innere Integument ist am Anfang nicht verwachsen und zeigt auch eine Tendenz weit vorn über den Nucellus herauszuragen, da es aber auf seinem Wege auf daß äußere stößt, biegt es sich teilweise zurück, teilweise legt es sich in Falten und auf diese Weise verwächst es an seinem oberen Teile und außerdem mit dem äußeren Integument. Durch diese Verwachsung und die Faltenbildung entstehen kleine, halb geschlossene Hohlräume. Das ganze Conglomerat von beiden Integumenten nähert sich wegen einer Krümmung der ganzen Samenanlage der Fruchtknotenwand und dem Funiculus. Der Nucellus und der Embryosack

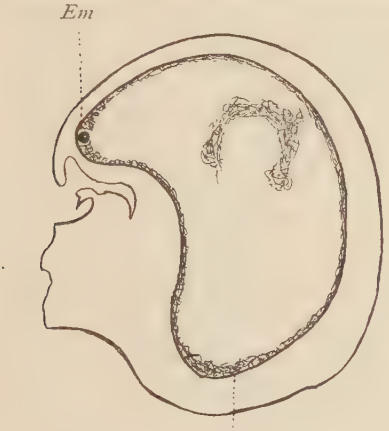

Fig. 67. Celtis occidentalis. *Em* Embryo, *En* Endosperm.

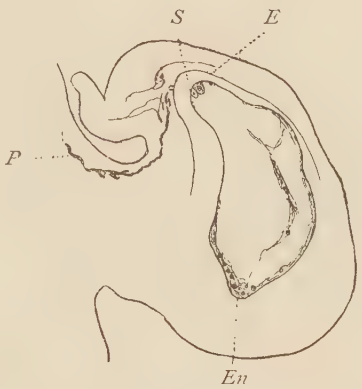

Fig. 68. Celtis occidentalis. *P* Pollenschlauch, *E* Eizelle, *S* Synergide, *En* Endospermkerne.

werden deshalb stark gebogen (Fig. 67). Den Eiapparat in voller Entwicklung bei Celtis occidentalis zu beobachten, ist mir nicht gelungen. Bei Celtis australis aber war ein solcher in ganz normaler Weise ausgebildet. Bei Celtis occidentalis ist das gewöhnlichste Bild bei dem in Ruhe sich befindenden Fruchtknoten eine Eizelle und eine dicht anliegende Synergide, die andere kann man auf dem nächsten Schnitte sehen. Alle sind sehr plasmaarm und machen den Eindruck, daß sie zu degenerieren im Begriffe sind. Den Endospermkern, wie auch die Antipoden konnte ich nicht bestimmt nachweisen. In etwas älteren Embryosäcken kann man einen Komplex von Endospermkernen finden, welcher, von dem antipodalen Teile ausgehend, nach oben längs den Wänden sich erstreckt. Die Eizelle bleibt noch ungeteilt (Fig. 68). Erst wenn das Endospermgewebe sich längs der Wand ausgebildet hat,

entwickelt sich die Eizelle zu einem kleinen Embryo, welcher aus kleinen plasmareichen Zellen besteht. Der Embryo ist auf jungen Stadien noch rund, später bildet er die Cotyledonen aus. Die letzteren sind kurz und gekrümmt, während der ganze obere Teil des Embryos dick und rund aussieht. Von einem Embryoträger war nichts zu sehen. Zu dieser Zeit ist der Embryosack voll von dem Endospermgewebe, nur in der Nähe des Embryos ist keins vorhanden. Während der Embryobildung wird die Samenanlage und der Nucellus mit dem Embryosack stark gekrümmt und deshalb scheint der Embryo in einem nestartigen Raum zu liegen (Fig. 69). Wie es scheint wird hauptsächlich die Krümmung von dem Funiculus und dem angrenzenden äußeren Integument ausgeführt. Auf der Narbe haftet Pollen, aber keimende Pollenkörner beobachtete ich nicht. In den Samenanlagen mit Embryonen waren keine für die Pollenschläuche typischen Bilder sichtbar. Doch fand ich auf vier Präparaten sich gleichende eigenartige Bildungen. In dem oberen Teile des Funiculus, parallel zu seinem Rande, verliefen stark verzweigte, zickzackartig ausgebildete, intensiv sich färbende kurze Schläuche, die in das Integument eindrangen und sich dem Nucellus zuwandten. Doch war es mir unmöglich, in letzterem diese Schläuche aufzufinden. Da in allen diesen Präparaten Embryonen vorhanden waren, ist es am wahrscheinlichsten, daß wir es hier mit einem Falle von Chalazogamie zu tun haben. Dieses scheint leicht verständlich, wenn wir an die von Nawaschin gefundene Chalazogamie bei den Ulmaceen denken, eine Familie, die, wie bekannt, in naher Verwandtschaft zu den Celtoideen steht. Wie oben erwähnt, kann der Pollenschlauch keinen anderen Weg nehmen, da die Integumente, welche so eigenartig ausgebildet sind, mit der Fruchtknotenwand nicht verwachsen. Er müßte dann durch einen lufterfüllten Raum hindurchwachsen, was nicht wahrscheinlich ist. Mittels des Leitungsgewebes aber muß er an die Basis des Funiculus gelangen und er dringt auch, wie beschrieben, in denselben ein. Hier macht er einen sehr verwickelten Weg bis er in die Integumente gelangt. Ich muß noch erwähnen, daß bei zehn großen Samenanlagen nicht mehr als eine einen Embryo enthält. Wegen Mangels an Material war es mir unmöglich, die Entwicklungsgeschichte genauer zu studieren.

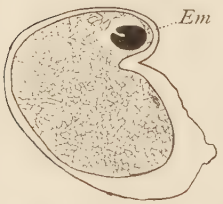

Fig. 69. Celtis occidentalis. *Em* Embryo.

Cannabis sativa und **Humulus japonicus.**

Diese Pflanzen wurden oberflächlich untersucht, weil über die Cannabineen schon mehrere Arbeiten vorliegen. Zinger hat nachgewiesen, daß der Pollenschlauch quer zu den oberen Teilen der Integumente verläuft, dann in den Nucellus gelangt und dort von oben nach unten zum Embryosack sich erstreckt. Meine Präparate haben dieselben Bilder gezeigt. Die Pollenschläuche bahnen sich ihren Weg durch die Integumente, weil der obere Teil des Nucellus mit den Integumenten nicht direckt an den oberen Teil des Fruchtknotens grenzt, sondern von ihm durch einen engen lufterfüllten Raum getrennt ist. Außerdem liegt das Leitungsgewebe des Griffelkanals etwas seitlich von der Samenanlage, welche durch den Funiculus nach unten der Mitte des Fruchtknotens zu, verschoben ist. Deshalb bleibt dem Pollenschlauch auch hier kein anderer Weg. Der Pollenschlauch ist breit und bildet blinde

Fig. 70. Humulus japonicus. *H* Haustorialkerne.

Fig. 71. Cannabis sativa. Der antipodale Teil des Embryosacks mit der haustorialartigen Zelle.

Säcke. Im Nucellus wird er viel dünner. In dem antipodalen Teile des Embryosacks ist deutlich eine Reihe von Zellen unterscheidbar, welche schon früher bei den Urticaceen und Moraceen beschrieben wurden, doch sind sie schwächer ausgebildet. Zu diesen Zellen verlaufen, von dem antipodalen Teile ausgehend, strahlenförmig nach allen Seiten lang gestreckte, große Zellen, welche die Nahrungszufuhr besorgen. In den Embryosäcken von Humulus japonicus, wo die Embryonen etwas größer sind und runde Gestalt besitzen, sind zweierlei Endospermkerne unterscheidbar. Die meisten, welche im oberen und mittleren Teile des Embryosacks liegen, sind oval, ziemlich groß und besitzen stets einen großen Nucleolus. Im antipodalen Teile, dicht im Protoplasma eingebettet, befinden

sich etwas größere Kerne mit viel dünnerer Membran. In jedem Kerne sind zwei bis drei Nucleolen vorhanden, aber ziemlich klein und schwach gefärbt. Das Kerngerüst dagegen ist intensiv gefärbt und deutlich differenziert, während bei gewöhnlichen Endospermkernen es fast unsichtbar ist (Fig. 70). Gewiß haben diese Kerne hier dieselbe Funktion bei der Ernährung wie bei den Urticaceen. Bei Cannabis sativa kommt es nicht zur Bildung von zweierlei Endospermkernen, aber in einem Falle beobachtete ich bei Cannabis sativa im engen basalen Teile des Embryosacks einen ganz großen Kern mit einem Nucleolus in ein ziemlich dichtes Protoplasma eingebettet. Da der letztere nach oben durch eine membranartige Linie abgegrenzt war, kann man vermuten, daß diese Zelle für physiologische Zwecke der Ernährung hier ausgebildet ist (Fig. 71). Die anderen Stadien, d. h. die jüngeren habe ich nicht untersucht, weil diese ausführlich genug von Zinger dargestellt sind. Wir sehen also, daß innerhalb der Familie der Urticifloren bei Ulmaceen, Celtoideen und Cannabineen Chalazogamie vorkommt.

Chalazogamie wurde zum ersten Male von Treub bei Casuarina und von Nawaschin bei Betula alba beobachtet, darauf folgten mehrere Untersuchungen auf diesem Gebiete, von welchen sehr viele und die interessantesten wieder von Nawaschin angestellt werden. So fand er Chalazogamie bei Corylus, bei Ulmus, Juglans; Benson beobachtete sie bei Corylus, Carpinus, Alnus; Zinger bei Cannabineen; Billings bei Carya olivaeformis. Die Chalazogamie wurde immer bei nahe verwandten Pflanzen gefunden. Pirotta und Longo haben neue Begriffe aufgestellt: Basogamie für Casuarina, Betula usw., Akrogamie für alle normalen Pflanzen und Mesogamie für Ulmaceen, Cannabineen, Cynomorium coccineum (Balanophoraceae). Später erschien eine Beschreibung von Chalazogamie bei Alchemilla arvensis von Murbeck und bei Cucurbitaceen von Longo. Also die Erscheinung ist den Rosaceen und den Cucurbitaceen gemeinsam. Chalazogamie ist auch, wie es mir scheint, bei Celtis occidentalis vorhanden, welche ich untersucht habe. Ob bei der letzteren eine Befruchtung erfolgt, oder wie Goebel für Casuarina annimmt, der Pollenschlauch als Reiz auf die Eizelle wirkt und so die weitere Entwicklung veranlaßt, ist nicht entschieden, da der Pollenschlauch in dem Nucellus nicht beobachtet wurde. Es ist die Vermutung einer Parthenogenesis jedenfalls nicht ausgeschlossen, um so mehr als dem Pollenschlauche ähnliche Bilder nur viermal gesehen wurden, obwohl junge Embryonen öfter vorkamen. Da aber wegen sehr schlechter Bestäubung die meisten Fruchtknoten abfallen, ohne sich zur

Frucht zu entwickeln, zwingt diese Erscheinung zur Annahme, daß die Anwesenheit des Pollenschlauches nötig ist. In der Tabelle, welche oben für die Familien mit parthenogenetischen Arten aufgestellt ist, sind auch diejenigen, bei welchen auch Chalazogamie stattfindet, bezeichnet. Beide Erscheinungen kommen also bei Rosaceen, bei Balanophoraceen und Cucurbitaceen vor. Vielleicht ist es auch bei den Moraceen der Fall (bei Morus ist eine Befruchtung vorhanden und der Pollenschlauch muß nach Analogie mit den anderen chalazogamen Pflanzen durch den Funiculus durchwachsen). Wir sehen also, daß bei den Familien, wo Chalazogamie vorhanden ist, man auch Parthenogenesis beobachtet hat. Obgleich die Zahl dieser Beispiele eine sehr begrenzte ist, kann man vielleicht doch eine empirische Regel aufstellen, nämlich, daß dort, wo Chalazogamie vorhanden ist, auch immer Parthenogenesis zu beobachten war. Umgekehrt aber gilt diese Regel nicht. Nur die weiteren Untersuchungen werden beweisen, ob dieselbe überall anwendbar ist und welche Bedingungen diese Erscheinungen verursachen. Da aber dieser Zusammenhang von Parthenogenesis und Chalazogamie bisher in 3—4 ganz verschiedenen, nicht mit einander verwandten Familien des Pflanzenreichs sich zeigt, kann von einer phylogenetischen Auffassung desselben kaum eine Rede sein.

Haustorien, Endospermkerne, Antipodeh.

Von den untersuchten Pflanzen besitzt nur Urtica cannabina ein Haustorium. Eine „Tendenz“ zur Ausbildung eines solchen zeigt Urtica urens. Dorstenia-Arten besitzen im antipodalen Teile haustorielle Endospermkerne, welche nicht nur bei beiden oben erwähnten Pflanzen vorhanden sind, sondern auch noch bei einigen anderen Urticaceen und sogar bei Humulus japonicus sich vorfinden. Wir können die Haustorien nach zwei Gesichtspunkten besprechen, dem phylogenetischen und dem physiologischen. Wenn wir berücksichtigen, daß bei Urticifloren das Entstehen von Haustorien auf ganz verschiedene Weise sich vollzieht und hierbei kein allgemeiner Typus aufzufinden möglich ist, können wir sagen, daß für systematische Zwecke die Haustorien und ihre Kerne keinen großen Wert haben. Besonders werden wir davon überzeugt, wenn wir die Aufmerksamkeit auf die anderen Familien richten, wo dieselbe Erscheinung sich wiederholt finden läßt. Deshalb kann man sich dem folgenden Satz von Balitzka-Jwanowska anschließen: „La présence d'un Haustorium ne pourrait être à lui seul considéré, comme base, d'une classification, car ce n'est qu'un ensenble des caractères, qui peut fournir un criterium suffisament concluant pour la determination

stricte d'un groupe". Die Haustorien der Urticaceen sind als eine secundär aufgetretene Erscheinung anzusehen, deren Auftreten wahrscheinlich durch den anatomischen Bau des basalen Teiles des Nucellus begründet ist. Die hier liegenden, schon beschriebenen Gewebe, das ligninhaltige und das plasmareiche, sind immer an derselben Stelle bei allen Urticaceen und in etwas schwächerem Maßstabe auch bei den anderen Urticifloren vorhanden. Wenn wir aber dieses anatomische Merkmal für alle Urticifloren als ein phylogenetisches Merkmal betrachten wollen, so können wir dies in bezug auf die Haustorien nicht tun, weil das Gewebe nur eine der vielen Ursachen ist, welche zur Haustorienbildung führen kann. Die anderen Ursachen können einen mehr zufälligen Charakter haben und es hängt von der Art und Weise ab, in welche diese letzteren mit der Hauptursache, nämlich der Anwesenheit der beiden Gewebe, sich kombinieren, ob bei der betreffenden Art ein Haustorium entsteht oder nicht. Also haben die Haustorien keinen phylogenetischen Wert. Viel wichtiger ist die physiologische Rolle der Haustorien mit ihren Endospermkernen. Goebel sagt hierüber: „Die Einrichtungen, welche beim heranreifenden Samen die Ernährung der Makrospore und des in ihr enthaltenen Endosperms (und Embryos) ermöglichen, sind recht verschieden. . . Der einfachste Fall ist der, daß die Makrospore sich vergrößert und ohne Zuhilfenahme besonderer Strukturverhältnisse (von den Antipoden abgesehen) allmählich die umliegenden Zellen aufzehrt und verdrängt, so ist es namentlich bei vielen Monokotylen, aber auch nicht wenigen Dikotylen." Ich meine, daß wir es bei dieser Auffassung mit einem Haustorium zu tun haben, welches nur die quantitative Vermehrung der Nahrung des Embryosacks verfolgt nnd dann sind also die inneren Teile des Embryosacks imstande, sich zu ernähren, ohne Ausbildung irgend eines zu diesem Zwecke dienenden Mechanismus. Wenn aber eine Erweiterung des Embryosacks nicht möglich ist, oder die verdrängten Gewebe ziemlich zart sind, so entstehen im Embryosacke passende Einrichtungen zum Zweck einer größeren Nahrungszufuhr. So entsteht z. B. bei den Dorstenia-Arten ein Haustorium, welches oben ausführlicher beschrieben ist. Die zarten Zellen des Nucellus aber, welche dem Embryosack als Nährmaterial zur Verfügung stehen, genügen nicht und deshalb entstehen im antipodalen Teile die haustoriell funktionierenden Endospermkerne. Solche Endospermkerne wurden bei Urtica cannabina, Urtica urens, Urtica pilulifera, bei Dorstenia contrayerva, Dorstenia drakeaena und Humulus japonicus beobachtet. Sie können wahrscheinlich nicht nur die quantitative Vergrößerung der

Nahrungszufuhr verursachen, sondern haben auch eine qualitative Funktion, nämlich eine chemische Umwandlung der Stoffe herbeizuführen und die letzteren in eine für die Ernährung der oberen Endospermkerne und des Embryos mehr geeignete Form zu bringen. In Wirklichkeit spielen die Endospermkern überall, wo Haustorien vorkommen, eine wichtige Rolle. Aber nicht nur die Endospermkerne, sondern auch die Antipoden können dieselbe Funktion auf sich nehmen. Doch geschieht dies viel seltener. Z. B. Aconitum Napellus stellt einen besonders deutlichen Fall dieser Funktion dar; hier bleiben die Antipoden in der Dreizahl, aber sie vergrößern sich und bleiben längere Zeit funktionsfähig. Bei Tricyrtis hirta ist die Funktion der Antipoden auch außer Zweifel. Die Kerne von Antipoden beschreibt Jkeda in folgender Weise: „When the chalazal end of the antipodal cells becomes more and more elongated downwards their nuclei become highly enlarged and now begins gradually an extraordinary increase of chromatin. The chromatin substance becomes variously aggregated within the nucleus, espacially along the inner periphery of the membrane: it forms a number of big extraordinarily dense and consequently highly stainable, usually chromatinmasses. The single nucleolus gradually becomes very much smaller, so that offen it is hardly to be distinguisched from these chromatine-masses.“ Also haben hier die Antipodenkerne eine den haustoriellen Endospermkernen der Urticifloren ähnliche Gestalt, welche durch dieselbe Funktion verursacht wird. Auch bei Lysichiton sind die Antipoden funktionsfähig.

Wir können jetzt alle diese Erscheinungen kurz in folgender Weise formulieren. Die Ernährung des Embryos und die Ausbildung von Endosperm kann entweder durch Vergrößerung der Absorbtionsfläche des Embryosacks vor sich gehen oder durch Entstehung eines geeigneten Apparates, welcher auch chemische Umwandlungen verursachen kann. Der Mechanismus wird öfter von den Endospermkernen, seltener von den Antipoden vollzogen. Ein Unterschied in der Funktion dieser beiden aus verschiedenen Teilen des Embryosacks entstandenen Mechanismen ist nicht nachzuweisen, da die Kerne der beiden ähnlich aussehen. Selbstverständlich kann die Flächenvergrößerung des Embryosacks mit einem Endospermmechanismus kombiniert sein, wie es bei Urtica cannabina und überhaupt bei vielen anderen Pflanzen der Fall ist. In letzterem Falle tritt deutlich zutage, daß das Gebilde eine quantitative und eine qualitative Rolle spielen kann.

Wir haben bis jetzt die Endospermkerne und die Antipoden im Zusammenhang mit haustoriellen Funktionen besprochen und es bleibt

nur noch übrig, einige Worte über diese Teile des Embryosacks zu sagen. Bei Urtica cannabina ist, wie wir gesehen haben, eine Tendenz zur Vermehrung der Zahl der Antipoden, die aber nur bis auf fünf steigt. Es trat diese Erscheinung dort auf, wo der secundäre Embryosackkern ungeteilt blieb und die Eizelle zu einem größeren Embryo sich entwickelt hat. Als Regel wurde eine große Vermehrung von Antipoden bei Dorstenien festgestellt. Alle diese Antipoden gehen in den jüngsten Stadien der Embryobildung zugrunde. Die rasche Teilung der Antipoden bei Dorstenia-Arten kann man als eine Folge der Ansammlung von zufließender Nahrung ansehen, welche etwas später dem sekundären Empryosackkern zugeführt wird und dann als Reiz die Teilung des letzteren bewirkt. Darauf gehen die Antipoden zugrunde. Dorstenia drakeaena und Dorstenia contrayerva sind parthenogenetisch und man kann vermuten, daß eine ‚gewisse Quantität der Nahrung, welche in den Antipoden sich ansammelt, nötig ist, um den chemischen Reiz auszulösen, der die Teilung des 'sekundären Embryosackkerns herbeiführt. Die Antipoden aber werden beim Ansammeln der Nahrung zum Teilen gebracht. Wenn bei Urtica cannabina die Teilung des Endosperms nicht stattfindet und nur der Embryo sich teilt, können die Antipoden einen gewissen Überfluß von Nahrung für sich behalten, dann teilen sie sich und übernehmen eine Zeitlang die ihnen nicht angehörige Funktion der Ernährung des Embryos, indem sie mit ihm durch Protoplasmastränge in Verbindung treten, während der sekundäre Embryosackkern unverändert bleibt. Ein besonders auffallendes Beispiel stellt Sparganium dar, wo bis 150 Antipoden entstehen und als Nahrungsreservoir funktionieren. Also entwickeln sich die Antipoden einerseits zu haustoriumartig funktionieren den Organen, wie es oben besprochen wurde, andererseits können sie längere oder kürzere Zeit als Nahrungsreservoire dienen. Von der letzteren Stufe ist ein Schritt zu den schon von Anfang ihrer Entstehung an degenerierten Antipoden. Oben haben wir die im antipodalen Teil entstandenen Endospermkerne, welche physiologische Funktionen leisten, besprochen. Jetzt müssen nur noch einige Worte über die Entstehung des Endosperms bei den Urticifloren gesagt werden. Bei den meisten Arten verschmelzen die Polkerne zum sekundären Embryosackkern, bei anderen bleiben sie längere Zeit getrennt und bei Elatostema sessille verschmelzen sie vielleicht niemals. Ein großes Gewicht kann man auf das Verschmelzen der Polkerne überhaupt nicht legen, weil im Pflanzenreiche das Endosperm auf ziemlich verschiedene Art entsteht, entweder durch Verschmelzung der Polkerne mit dem Spermakern, oder einfach durch Ver-

schmelzung der Polkerne, wie bei den meisten parthenogenetischen Pflanzen, oder aus nicht mit einander verschmelzenden Polkernen, oder sogar nur aus dem oberen Polkern, wie es bei Balanophora vorkommt. Endlich ist es Shibata gelungen durch Anwendung von osmotischen und Wärmereizen den sekundären Embryosackkern bei Monotropa zur Teilung zu bringen. Also kann nur eine experimentelle Untersuchung die Plastizität des sekundären Embryosackkerns näher erläutern.

Zusammenfassung.

Alle Urticaceen zeigen in der Entwicklung des Fruchtknotens und der Samenanlage eine außerordentliche Übereinstimmung. Sie können in zwei Gruppen eingeteilt werden. Bei der ersten Gruppe ist der Fruchtknoten und die Samenanlage gerade ausgebildet. Hierher gehören Urtica cannabina, Urtica dioica, Urtica pilulifera, Urtica urens, Elatostema sessile, Pilea grandis, Pilea nummalariaefolia. Bei den anderen Urticaceen ist die Samenanlage und der Fruchtknoten gekrümmt und durch diese Gebilde kann man nur eine Symmetrieebene legen. Hierher gehören Laportea moroides, Urera baccifera, Parietaria officinalis, Boehmeria platyphylla und Fleurya aestuans. Bei Parietaria officinalis ist der Fruchtknoten in den älteren Blüten etwas gekrümmt, in den jungen ganz gerade: die Samenanlage ist dagegen bei dieser Art in jungen Stadien stark gekrümmt, in älteren weniger. Die Samenanlagen aller Urticaceen der zweiten Gruppe sitzen auf einem Stiel, welcher bei den Krümmungen die Hauptrolle spielt. Bei den Urticaeen der ersten Gruppe ist nur bei Urtica urens ein schwach entwickelter Stiel vorhanden. Einige Fruchtknoten sind dicht von Perigonblättern umgeben (Urtica pilulifera, Parietaria officinalis). Die Perigonblätter bleiben bei den reifen Früchten als fleischige Umhüllung nur bei Laportea moroides und Urera bacciferia.

Die Samenanlagen sind mit zwei Integumenten versehen; das innere verwächst gewöhnlich zu einer Kappe, mit Ausnahme von Urera baccifera, bei welcher eine Mikropyle vorhanden ist und von Urtica urens, bei welcher die Verwachsung sehr schwach ist. Das äußere Integument bleibt bei allen Arten in seiner Entwicklung zurück, außer Parietaria officinalis, bei welcher das äußere das innere weit überholt und die Verwachsung weiter nach oben stattfindet. Wegen der Teilung der Epidermis bei den Samenanlagen und der Schichtzelle liegt der Embryosack, welcher gewöhnlich aus der untersten von den drei Tochterzellen entsteht, tief in dem Nucellus. Wahrscheinlich tritt die Tetradenteilung bei allen Urticaceen auf.

Bei den Moraceen sind alle Arten von Dorstenien und von Morus ganz gleich gebildet. Der Griffel mit seinem Leitungsgewebe führt zu der Samenanlage, welche auf der den Griffel tragenden Seite des Fruchtknotens mittels eines Funiculus befestigt ist. Die Samenanlage ist gewöhnlich am Funiculus nach oben gebogen und besitzt zwei Integumente. Die letzteren sind deutlich auf der von dem Funiculus abgekehrten Seite zu unterscheiden. Auf der zugekehrten Seite sind sie bei Dorstenia contrayerva, Dorstenia drakeana und Morus-Arten noch unterscheidbar; bei Dorstenia turnerifolia sieht man nur einen Wulst, in welchem auf jüngsten Stadien keine Andeutung von den Integumenten zu finden ist. Das innere verwächst bei Dorstenia drakeana und Dorstenia contrayerva, bei Dorstenia turnerifolia jedoch verwächst der Wulst mit beiden Integumenten der anderen Seite. Bei Celtis occidentalis und Celtis australis hängt die Samenanlage oben in dem Fruchtknotenraum etwas auf die eine Seite verschoben. Die Integumete, welche stark wachsen und keinen Raum für Wachstum in gerader Richtung besitzen, weil sie auf die Fruchtknotenwand stoßen, bilden Falten und verwachsen auf diese Weise. Die Cannabineen wurden schon von Zinger, Briosi und Tognini ausführlich beschrieben.

Bei allen Urticaceen und in schwächerer Ausbildung bei anderen Urticifloren sind zweierlei Schichten im basalen Teile des Nucellus vorhanden. Unter dem Embryosack befindet sich eine Schicht von verholzten Zellen (ligninhaltige Schicht) und nach unten von dieser noch eine Schicht, welche aus mehreren Reihen plasmareicher Zellen besteht (plasmareiche Schicht). Außerdem liegen an der Basis des ganzen Fruchtknotens, um das eintretende Gefäßbündel herum, ebenfalls plasmareiche Zellen. Beide Schichten bleiben bei der Samenbildung erhalten, während die Integumente der Urticaceen verdrängt werden und als strukturlose Haut sichtbar sind. Der Nucellus verschwindet bis auf die kleinsten Reste im oberen und unteren Teile.

Der Embryosack ist bei allen Urticifloren gleichartig ausgebildet. Durch die Teilung des primären Embryosackkerns entstehen zwei erste Kerne, welche in gewöhnlicher Weise das Stadium von acht Kernen erreichen. In der weiteren Entwicklung treten bei den Urticifloren verschiedene Schwankungen auf. Der Eiapparat besitzt immer eine Eizelle. Die Synergiden sind nur bei Elatostema sessile, Pilea grandis, Celtis occidentalis normal entwickelt, bei den anderen Arten differenzieren sich die Synergiden gar nicht oder gehen frühzeitig zugrunde. Die Polkerne verschmelzen frühzeitig. Bilder mit aneinander gedrängten Polkernen wurden nicht beobachtet, mit Ausnahme von Dorstenia

turnerifolia. Eine Ausnahme bildet auch Elatostema sessile, bei welcher die Kerne immer getrennt gesehen wurden. Die Antipoden sind gewöhnlich in Dreizahl vorhanden. Normal ausgebildet sind sie nur bei Urtica cannabina, Elatostema sessile, Dorstenia contrayerva und Dorstenia drakeana (bei den zwei letzteren nur auf den jüngsten Stadien). Bei den anderen, von Urtica dioica an, sind sie mehr oder weniger degeneriert. Bei Dorstenia drakeaena und Dorstenia contrayerva beträgt die Zahl der Antipoden im reifen Embryosack viel mehr als drei (10—15), bei Urtica cannabina sind gewöhnlich drei vorhanden, aber oft vermehren sie sich auf fünf. Später gehen sie in allen diesen Fällen zugrunde.

Die Embryonen entstehen nur aus der Eizelle und entwickeln sich in normaler Weise mit Ausnahme von Urtica pilulifera, bei welcher die obere Zelle des Embryoträgers mit der Zeit sich vergrößert und in nähere Verbindung mit dem Endospermgewebe tritt.

Gleichzeitig mit der Embryobildung entsteht das Endosperm, welches nur bei den älteren Stadien zum Endospermgewebe sich ausbildet. Bei der Embryobildung entsteht in dem Embryosack von Urtica cannabina ein Haustorium, welches in den basalen Teil des Nucellus eindringt und eine Reihe von Schichten verdrängt. Eine Andeutung eines Haustoriums ist bei Urtica urens vorhanden. Die anderen Urticaceen bilden kein Haustorium, aber sehr oft zeigen sie Anhäufung von Protoplasma im unteren Teile des Embryosacks mit anders ausgebildeten Endospermkernen, welche an diejenigen von Urtica cannabina erinnern und bei der letzteren im Haustorium sich befinden. Diese Kerne sind größer, mit mehreren Nucleolen ausgestattet und wegen Anwesenheit größerer Mengen von Chromatinsubstanz intensiver gefärbt. Dasselbe wiederholt sich im antipodalen Teile bei Dorstenia drakeaena, Dorstenia contrayerva und Humulus japonicus. In einem Falle, nämlich einmal bei Dorstenia drakeaena, waren auch Plasmafädchen von dem großen Endospermkern bis zum Ende des Embryosacks sichtbar. Der sekundäre Embryosackkern blieb einmal bei Urtica dioica und einmal bei Urtica cannabina ungeteilt, obwohl in den Embryosäcken schon größere Embryonen vorhanden waren. Die Embryobildung geschieht bei Elatostema sessile, Dorstenia contrayerva und Dorstenia drakeana auf parthenogenetischem Wege. Bei Urtica dioica, Urtica cannabina, Urtica pilulifera, Pilea grandis, Pilea nummalariaefolia, Boehmeria platyphylla und wahrscheinlich bei allen anderen auf normalen Wege, da bei Isolieren der weiblichen Exemplare keine Samenentwicklung stattgefunden hat.

Schluß.

1. Die Urticifloren weichen von dem allgemeinen Typus der Dicotyledonen nur in einigen Beziehungen ab.

2. Elatostema sessile, Dorstenia drakeana und Dorstenia contrayerva sind parthenogenetische Pflanzen.

3. Urtica dioica, Urtica cannabina, Urtica pilulifera, Pilea grandis, Pilea nummalariaefolia, Boehmeria platyphylla und wahrscheinlich alle anderen Arten entwickeln ihre Embryonen infolge der Befruchtung.

4. Celtis occidentalis ist chalazogam.

5. Bei Dorstenia-Arten und Urtica cannabina vermehren sich die Antipoden, welche später verschwinden.

6. Die Eizelle ist immer vorhanden, die Synergiden entwickeln sich gar nicht oder gehen sehr früh zugrunde.

7. Die Polkerne verschmelzen meistens frühzeitig zum sekundären Embryosackkern.

8. Bei Elatostema sessile gehen sie in Teilung über, ohne sich vorher zu vereinigen.

9. Der Embryo entsteht in gewöhnlicher Weise.

10. Bei Urtica pilulifera bildet sich im Embryoträger eine große Zelle aus, welche Nahrungsfunktionen erfüllt.

11. Bei Urtica cannabina entsteht ein antipodales Haustorium mit haustoriellen Endospermkernen.

12. Dasselbe kommt in viel kleinerem Maßstabe bei Urtica urens vor.

13. Die haustoriellen Endospermkerne entstehen bei einigen anderen Urticifloren ohne Ausbildung eines Haustoriums.

14. Bei einigen Urticaceen ist der Fruchtknoten und die Samenanlage gekrümmt.

15. Die Krümmung wird bei allen diesen Arten durch den Stiel verursacht, auf welchem die Samenanlage sitzt.

16. Alle Samenanlagen besitzen zwei Integumente, von welchen gewöhnlich das innere verwächst. Das äußere nur bei einigen Arten.

17. Bei der Samenentwicklung werden die Integumente von allen Seiten verdrängt und bilden eine dünne strukturlose Haut.

18. Der Nucellus verschwindet bei der Samenbildung gänzlich oder wird auf eine Zellreihe reduziert.

19. Im basalen Teile sind zwei Schichten vorhanden: eine obere, die ligninhaltige, und eine untere, die plasmareiche, welche bei der Samenbildung beibehalten werden.

20. Die Ernährung des Embryos kann durch Vergrößerung der Absorptionsfläche des Embryosacks oder durch Ausbildung von Haustorialkernen vor sich gehen. In letzterem Falle können sich sowohl Endospermkerne wie auch die Antipoden dieser Funktion anpassen. Es kann auch die Ernährung gleichzeitig durch Vergrößerung der Absorptionsfläche des Embryosacks und durch Haustorialkerne besorgt werden.

21. Die Antipoden können nicht nur funktionsfähig oder funktionslos (wie es gewöhnlich der Fall ist) sein, sondern auch als Nahrungsreservoir dienen.

Literatur.

Balicka-Iwanowska, Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopetales. Flora 1899, Bd. 86.

Benson, Contribution to the Embryology of the Amentiferae. I. Trans. Linn. Soc. Bot. 1900, 14.

Billings, Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora, 1901, Bd. 88.

Ders., Chalazogamy in Carya olivaeformis. Bot. Gaz. 1903, XXXV.

Blackman, On the relation of fertilisation, apogamy and parthenogenesis. New Phytol. 1904, Vol. III.

Campbell, Notes on the structure of the Embryosac in Sparganium and Lysichiton. Bot. Gaz. 1899, XXVII.

de Candolle, La parthénogenèse chez les plantes d'agrès les travaux recents. Arch. des sciences phys. et nat. 1905, Bd. XIX.

Chodat et Bernard. Sur le sac embryonaire de l'Helosis guyanensis. Journ. de bot. 1900, T. XIV.

Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms. 1903.

Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane 1883.

Ders., Organographie der Pflanzen. 1900.

O. Hertwig, Allgemeine Biologie. 1906.

Hofmeister, Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. für wissensch. Bot. 1858, Bd. I.

Ikeda, Studies in the physiological Funktions of Antipodals and the Phenomena of fertilisation in Liliaceae. I Triycrtis hirta. Bull. of the Coll. of agric. Tokyo. 1902, Vol. V.

Juel, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Konigl. Sv. Vetensk. Akad. Handl. 1900, Vol. 33.

Ders., Die Tetradenteilung bei Taraxacum und anderen Cichorien. Kongl. Sv. Vetensk. Akad. Handl. 4, Bd. XXXIX.

Kirchner, Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1904.

Lotsy, Balanophora globosa. Ann. jard. botan. de Buit. 1899, Vol. XVI.

Murbeck, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds univ. arsskrift. 1901, Bd. 36.

Murbeck, Über das Verhalten des Pollenschlauches bei Alchemilla arvensis und das Wesen der Chalazogamie. Lunds univ. Arsskr. 1901.

Ders., Über Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Arsskr. 1902, Bd. XXXVIII.

Nawaschin, Zur Embryobildung der Birke. Bull. Acad. Imp. sc. St. Petersburg 1992, Bd. XIII.

Ders., Ein neues Beispiel der Chalazogamie. Bot. Zentralbl. 1895, Bd. LXIII.

Ders., Neue Ergebnisse über die Embryologie der Hasel. Bot. Zentralbl. 1895, Bd. LXIII.

Ders., Über das Verhalten des Pollenschlauches bei der Ulme. Bot. Zentralbl. 1899, Bd. LXXVII.

Ostenfeld and Rosenberg, Experimental and cytological studies in the Hieracia. Saertryk af Botanik Tidsskrift, Bd. XXVII, H. 3. Kopenhavn 1906.

Osterwalder, Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus. Flora 1898, Bd. 85.

Overton, Parthenogenesis in Thalictrum purpurascens. Bot. Gaz. 1902, Vol. XXXIII und Ber. d. D. Bot. Ges. 1904.

Pirotta e Longo, Basogamia, Mesogamia, Acrogamia. Bot. Zentralbl. 1901, Bd. LXXXVI.

Dies., Osservazioni e ricerche sul Cynomorium coccineum. Bot. Zentralbl. 1901, Bd. LXXXVI.

Ritter, Parthenogenesis und Variabilität der Bryonia dioica. Abhandl. d. Naturwissensch. Vereins zu Bremen 1906, Bd. XVIII.

Rosenberg, Über die Embryobildung in der Gattung Hieracium. Ber. d. D. Bot. Ges. 1906, Bd. XXIV.

Schaffner, The Embryosac of Alisma Plantago. Bot. Gaz. 1896, Vol. XXI.

Ders., Contribution to the life history of Sagittaria variabilis. Bot. Gaz. 1897, Vol. XXIII.

Schibata, Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei Monotropa. Biolog. Zentralbl. 1902, Nr. 22.

Schnegg, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Gunnera. Flora 1902, Bd. 90.

Schwere, Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale. Flora 1896, Bd. 82.

Strasburger, Die Apogamie bei Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XLI.

van Tieghem, L'hypostase dans l'ovule et la graine des Rosacées. Annales des sciences nat. bot. 1902, Tome XVI.

Treub, L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata. Ann. du jard. bot. de Buit. 1898, T. XV.

Ders., L'organe femelle et l'embryogénèse dans le Ficus hirta. Ann. du jard. bot. de Buit. 1902, T. XVIII.

Ders., L'apogamie de l'Elatostema acuminatum. Ann. du jardin bot. de Buit. 1906, Vol. XX.

Tognini e Briosi, Intorno alla anatomia della Canapa. Atti dell utituto botan. dell' univ. du Pavia. 1894, Vol. III.

Went and Blaauw, A case of apogamy with Dasylirion acrotrichum.

Winkler, Über Parthonogenesis bei Wikstroemia indica. Ann. du jard. de Buit. 2e serie. 1906, T. V.

Zinger, Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Blüten und Infloreszenzen bei Cannabineen. Flora 1898, Bd. 85.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Lebenslauf.

Der Verfasser vorstehender Abhandlung wurde am 15. Januar 1883 zu Kiew geboren. Er absolvierte das erste humanistische Gymnasium in Kiew im Jahre 1901 und besuchte darauf zu Kiew die naturwissenschaftliche Fakultät der Kaiserlichen „St. Wladimir" Universität, wo er fünf Semester absolvierte und sein Examen über Anatomie des Menschen, allgemeine Botanik, allgemeine Mineralogie, anorganische Chemie und experimentelle Physik machte. Daselbst arbeitete er im botanischen Institute bei Prof. Nawaschin. Vom Herbst 1905 an arbeitete er im Pflanzenphysiologischen Institut zu München bei Prof. Goebel, wo die vorstehende Arbeit angefertigt wurde.